

**Autökologische Studien
an der Steinfliege *Nemurella pictetii*
(Plecoptera: Nemouridae)**

Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)

dem
Fachbereich Biologie
der Philipps-Universität Marburg
vorgelegt von

Reimo Lieske
aus Herzberg/Elster

Marburg/Lahn 2005

Vom Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg
als Dissertation am 22.03.2005 angenommen.

Erstgutachter: Prof. Dr. P. Zwick
Zweitgutachter: Prof. Dr. L. A. Beck

Tag der mündlichen Prüfung: 29.04.2005

Vorwort und Danksagung

Die vorliegende Arbeit verzichtet in mancher Hinsicht auf die klassische Gliederung naturwissenschaftlicher Studien. Der Aufbau und die Spezifität der Experimente verlangten nach einem Vorgehen, das Übersichtlichkeit gewährt und Redundanz vermeidet. Der Aufbau orientiert sich deshalb an den einzelnen Fragestellungen, die einerseits unterschiedliche thematische Bereiche betreffen und die sich andererseits aus dem Versuchsvverlauf ergaben.

Die Einleitung in Kapitel I ist allgemein und kurz gehalten. Detailliertere Einführungen enthalten die entsprechenden Abschnitte des vierten Kapitels. Im zweiten Kapitel (Grundlagen und Problemstellung) wird die untersuchte Art zunächst näher vorgestellt sowie die Fragestellung und allgemeine Vorgehensweise für deren Aufklärung erläutert. Der grundlegenden Methodik und dem Versuchsaufbau widmet sich das Kapitel III (Methodenübersicht). Im Kapitel IV (Experimente) werden dann die eigenständigen Versuche separat aufgeführt. Dieses Kapitel ist, entsprechend den untersuchten abiotischen bzw. biotischen Umweltfaktoren, in zwei Abschnitte unterteilt. Die klassische Gliederung wurde hier weitgehend beibehalten. Die Diskussion der Ergebnisse folgt schließlich in dem gemeinsamen Kapitel V .

Bei meinem Betreuer Herrn Prof. Dr. Peter Zwick möchte ich mich für die Unterstützung bei der Bearbeitung des Themas und für seine ständige Gesprächsbereitschaft herzlich bedanken. Herrn Prof. Dr. Lothar A. Beck stand mir freundlicherweise als Zweitgutachter zur Seite. Mein spezieller Dank gilt Dr. Michael Obach, der mich besonders bei der Lösung computertechnischer Probleme unterstützte und mit dem ich zahlreiche wertvolle Diskussionen führte. Herrn Dr. Georg Becker verdanke ich viele fachliche Ratschläge und anregende Diskussionen. Ebenfalls danken möchte ich Frau Dr. Beate Wolf für ihre hilfreichen Anmerkungen in der Schlussphase der Arbeit. Den Mitarbeitern der Limnologischen Fluss-Station danke ich für ihre Hilfsbereitschaft und das freundliche Arbeitsklima. Dank gebührt auch der Max-Planck-Gesellschaft, durch die diese Arbeit finanziell ermöglicht wurde.

Kurzfassung

Die gemäßigten Zonen der Erde sind durch saisonale Schwankungen des Klimas gekennzeichnet. Dort vorkommende Organismen müssen sich diesen Bedingungen angepasst haben. Sie zeigen plastische Reaktionen bei wechselnden Umweltbedingungen, die sich beispielsweise in unterschiedlichen Entwicklungsgeschwindigkeiten und damit in unterschiedlich langen Lebenszyklen äußern können. Eine Art mit einem hoch variablen Lebenszyklus ist die Steinfliege *Nemurella pictetii*. Nicht nur zwischen Fundorten innerhalb ihres großen Verbreitungsgebiets, sondern auch an einem Fundort können die Lebenszyklen zwischen einzelnen Individuen stark differieren.

Ziel der Arbeit war es, mögliche Ursachen dieser Variabilität aufzuzeigen. Hierzu wurde die Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven dieser Art bei unterschiedlichen Umweltbedingungen mit Hilfe von Laborversuchen analysiert. Besondere Beachtung erfuhren die Faktoren Temperatur, Photoperiodik, Nahrungsqualität und intraspezifische Konkurrenz. Die Experimente zeigten, dass alle untersuchten Umweltfaktoren einen Einfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit besitzen. Sie können sich in ihrer Wirkung gegenseitig verstärken oder abschwächen. Den größten Einfluss übt die Temperatur aus. Steigende Temperaturen führen zu einer beschleunigten Entwicklung. Eine opportunistische Ernährungsweise erlaubt es *N. pictetii*, vielfältige Nahrungsressourcen zu nutzen. Bei Verfügbarkeit hochwertiger Nahrung wird die Entwicklung beschleunigt. In Kombination mit intraspezifischen Konkurrenzsituationen kann es zur Aufspaltung in mehrere Kohorten kommen. Die Reaktion der Larven auf die Photoperiodik ist von der Temperatur abhängig. Unter kurzen Tageslängen wird in Kombination mit hohen Temperaturen die Entwicklungsgeschwindigkeit gesteigert. Kurze Tageslängen und niedrige Temperaturen verzögern dagegen die Entwicklung. Dadurch können sich die Entwicklungsunterschiede zwischen einzelnen Kohorten weiter verstärken.

Zusammenfassend betrachtet, zeichnet sich *N. pictetii* durch ihre generalistische Lebensweise, verbunden mit einer hohen Plastizität in ihrer Entwicklungsgeschwindigkeit aus. Dies ermöglicht ihr, auf wechselnde Umweltbedingungen schnell und flexibel reagieren zu können. Dadurch ist sie nicht nur in der Lage, große Teile Europas zu besiedeln, sondern auch die Zahl der Generationen pro Jahr den jeweiligen Umweltbedingungen anzupassen.

Inhaltsverzeichnis

I	Einleitung	1
II	Grundlagen und Problemstellung	3
1	Ökologische Grundlagen	3
1.1	Vorkommen.....	3
1.2	Imagines.....	3
1.3	Eigelege	5
1.4	Larven.....	6
1.4.1	Larvenstadien.....	6
1.4.2	Larvendichten im Freiland.....	7
2	Problemstellung und methodischer Ansatz	11
III	Methodenübersicht	15
1	Versuchsaufbau	15
1.1	Durchfluss-Versuchsanlage	15
1.2	Sprinkler-Versuchsanlage.....	17
1.3	Versuchseinheiten	18
1.3.1	Futterwahl-Versuchseinheit.....	18
1.3.2	Becher-Versuchseinheit.....	18
1.3.3	Schlauch-Versuchseinheit	18
1.3.4	Gaze-Versuchseinheit.....	18
2	Larven-Material	20
2.1	Sambach	20
2.2	Fulda	20
2.3	Breitenbach	20
3	Futtermittelzubereitungen.....	21
3.1	Erlenblätter	21
3.2	Biofilm.....	21

4	Mess- und Analysemethoden	23
4.1	Messungen an den Larven	23
4.1.1	Larvenstadium	23
4.1.2	Dauer eines Larvenstadiums	23
4.1.3	Häutungsverhältnis	23
4.1.4	Geschlecht	24
4.1.5	Kopfkapselbreite	24
4.1.6	Kopfkapselbreite-Zuwachs	26
4.1.7	Maximale Kopfkapselbreite-Differenz	26
4.1.8	Larven-Trockengewicht	27
4.1.9	Überlebensrate	27
4.1.10	Kotgewicht	27
4.2	Analyse des Futters	28
4.2.1	Erlenblätter	28
4.2.2	Biofilm	28
5	Versuchsdesign und Datenanalyse	32
IV	Experimente	35
1	Photoperiodik und Temperatur	35
1.1	Aufgenommene Nahrungsmenge und Photoperiodik	37
1.1.1	Fragestellung	37
1.1.2	Material und Methoden	37
1.1.3	Ergebnisse	38
1.1.4	Zusammenfassung	38
1.2	Mittleres Wachstum und Photoperiodik	39
1.2.1	Fragestellung	39
1.2.2	Material und Methoden	39
1.2.3	Ergebnisse	40
1.2.4	Zusammenfassung	43
1.3	Individuelles Wachstum und Photoperiodik	43
1.3.1	Fragestellung	43
1.3.2	Material und Methoden	43
1.3.3	Ergebnisse	44
1.3.4	Zusammenfassung	46
1.4	Individuelles Wachstum, Photoperiodik und Temperatur	46
1.4.1	Fragestellung	46
1.4.2	Material und Methoden	46
1.4.3	Ergebnisse	48
1.4.4	Zusammenfassung	51

2	Nahrung und intraspezifische Konkurrenz.....	52
2.1	Futterwahl	53
2.1.1	Fragestellung	53
2.1.2	Material und Methoden	53
2.1.3	Ergebnisse.....	56
2.1.4	Zusammenfassung	67
2.2	Mittleres Wachstum und Futterqualität	68
2.2.1	Fragestellung	68
2.2.2	Material und Methoden	68
2.2.3	Ergebnisse.....	69
2.2.4	Zusammenfassung	71
2.3	Mittleres Wachstum und Larvendichte.....	71
2.3.1	Fragestellung	71
2.3.2	Material und Methoden	71
2.3.3	Ergebnisse.....	72
2.3.4	Zusammenfassung	75
2.4	Aufgenommene Nahrungsmenge und Larvendichte.....	75
2.4.1	Fragestellung	75
2.4.2	Material und Methoden	76
2.4.3	Ergebnisse.....	76
2.4.4	Zusammenfassung	78
V	Diskussion	79
1	Photoperiodik und Temperatur.....	79
2	Nahrung und intraspezifische Konkurrenz.....	89
3	Bedeutung der Umweltfaktoren für die Ausbildung des Lebenszyklus.....	96
VI	Synopsis	103
VII	Literaturverzeichnis	105
VIII	Abkürzungsverzeichnis und Boxplot-Legende	127
IX	Abbildungsverzeichnis	129
X	Tabellenverzeichnis	131

I Einleitung

Die gemäßigten Zonen der Erde sind durch die jahreszeitliche Änderung ihres Klimas geprägt. Um in diesen Gebieten überleben zu können, müssen dort vorkommende Organismen an die saisonalen Schwankungen angepasst sein. Den Vorgang der Anpassung nennt man Adaptation. Den Organismen ist es über Generationen hinweg gelungen, sich auf diese wechselnden Bedingungen einzustellen. Sie zeigen eine plastische Reaktion auf unterschiedliche Umweltbedingungen, d. h. morphologische, physiologische und ethologische Merkmale prägen sich unterschiedlich aus (SCHAEFER & TISCHLER 1983).

Saisonale Umweltbedingungen legen den Organismen oft Zeitbeschränkungen innerhalb ihrer Lebensverläufe auf (ROWE & LUDWIG 1991, ABRAMS et al. 1996, JOHANSSON et al. 2001). In den gemäßigten Zonen stellen besonders die Winter mit ihren ungünstigen Bedingungen (z. B. Temperatur, Tageslänge) und den daran gekoppelten, sich ebenfalls verändernden Umweltfaktoren (z. B. dem Nahrungsangebot) tiefgreifende Einschnitte in das Leben der Organismen dar. Das gilt sowohl für Pflanzen als auch für Tiere, wobei im Folgenden das Hauptaugenmerk auf den Insekten liegen soll.

Um in derartigen Gebieten zu bestehen, besitzen einige Insekten große Toleranzbereiche in bezug auf einzelne Umweltfaktoren, die es ihnen ermöglichen, große Schwankungen zu überleben. Dabei ist der Einfluss auf den Stoffwechsel des Organismus innerhalb der Toleranzgrenzen nicht konstant, was Auswirkungen auf die Entwicklungsgeschwindigkeit juveniler Stadien haben kann. Im Gradienten des Umweltfaktors sollte die Entwicklungsgeschwindigkeit eine eingipfelige Kurve mit ausgeprägtem Optimalbereich aufweisen (LAMPERT & SOMMER 1999). Die Entwicklungsgeschwindigkeit juveniler Insekten hängt damit von chemischen und physikalischen Reaktionen ab, die auf den Stoffwechsel der Tiere wirken.

Neben der Fähigkeit, Schwankungen zu tolerieren, gibt es eine weitere Möglichkeit der Adaptation. Einigen Arten ist es gelungen, sich derartig anzupassen, dass ihre Reaktionen nicht erst bei Eintritt sich verschlechternder Umweltbedingungen erfolgen, sondern dass sie automatisch schon prospektiv eingeleitet werden (DANKS 1987, MÜLLER 1992, SAUNDERS 2002). Die Anpassungsmechanismen sind durch Umweltsignale festgelegt, die den saisonalen Verlauf des Klimas anzeigen (TAUBER et al. 1986, DANKS 1994, GOTTHARD 2001). Die Organismen nutzen die Signale als sogenannte Proximatfaktoren für das Herannahen ungünstiger Bedingungen (DANKS 1994, LAMPERT & SOMMER 1999). Den Tieren bleiben dabei prinzipiell zwei Möglichkeiten, den widrigen Umweltbedingungen zu widerstehen. Sie können ihnen entweder durch Migration ausweichen oder sie überdauern diese Zeiten in darauf angepassten Stadien. Viele Insekten können ihren Stoffwechsel und ihre Aktivität in spezifischen Stadien sogar drastisch reduzieren. Die Entwicklung und das Wachstum kommen dadurch praktisch zum Stillstand. In dieser Phase – sie wird Diapause genannt – sind die Tiere gegen widrige Umweltbedingungen äußerst unempfindlich (TAUBER & TAUBER 1981, KREBS 2001).

Auch Adaptationen im Hinblick auf das Erreichen bestimmter Lebensstadien sind häufig bei Insekten zu beobachten (DANKS 1994). Diesen Anpassungen ist gemein, dass die Tiere ihre Entwicklungszeit verkürzen können, um ungünstige Jahreszeiten in bestimmten Stadien, beispielsweise den eben genannten Diapause-Stadien, zu überstehen.

Im Laufe der Evolution entstandene Adaptationen können das Leben der Organismen auf verschiedene Art und Weise beeinflussen. Aktuelle Überlegungen gehen beispielsweise davon aus, dass juvenile Stadien ihre Entwicklung flexibel den jeweiligen Umweltbedingungen anpassen können (ABRAMS et al. 1996, ABRAMS & ROWE 1996). Nach diesen Vorstellungen können die Tiere ihre Entwicklungsdauer beeinflussen, indem sie die Entwicklungsgeschwindigkeit und/oder die zur Geschlechtsreife erreichte Größe ändern. Dadurch sind sie in der Lage, flexibel auf sich ändernde Umweltbedingungen zu reagieren.

Die Körpergröße und das Alter während der Fortpflanzung sind wichtige Parameter für die Fitness einer Art (NENTING et al. 2004). Während die Körpergröße häufig positiv mit der Fruchtbarkeit und der Konkurrenzfähigkeit korreliert (ROFF 1992, STEARNS 1992), ermöglichen kurze Juvenilperioden auch kurze Generationszeiten und reduzieren das Risiko, das fortpflanzungsfähige Alter nicht zu erreichen (ABRAMS et al. 1996, GOTTHARD 2001). Aus evolutionsbiologischer Sicht kann deshalb angenommen werden, dass jedes einzelne Tier versucht, eine möglichst schnelle Larvalentwicklung mit maximaler Größe zu koppeln (ROFF 1992, STEARNS 1992, NYLIN & GOTTHARD 1998, BLANCKENHORN 2000).

Einige Insektenarten, beispielsweise aus den Ordnungen der Ephemeropteren oder Plecopteren, verbringen ihre Larvalphase in Fließgewässern. Während sie den Hauptteil ihrer Lebensdauer ausmacht, ist die Imaginalphase kurz und beschränkt sich meist auf die Fortpflanzung. Bei diesen semelparen Insekten entspricht der Lebenszyklus (life-cycle) praktisch dem Lebensverlauf (life-history). Die Maximierung der oben genannten Fitnessparameter muss daher innerhalb der juvenilen Lebensstadien erfolgen. Alle adaptiven Effekte wirken demnach hauptsächlich auf diesen Lebensabschnitt.

Über die Wirkung verschiedener Umweltfaktoren auf die Ausbildung der Lebenszyklen von Insekten ist bis heute wenig bekannt. Das gilt besonders für aquatische Arten, zu denen auch die Steinfliege *Nemurella pictetii* gehört. Sie eignet sich für derartige Untersuchungen besonders, da sie hinsichtlich ihrer Lebenszyklen hoch variabel ist. Die Dauer eine Generation kann bei dieser Art von einigen Monaten (WOLF & ZWICK 1989) bis zu zwei Jahren (BRITAIN 1978) schwanken (nähere Angaben im folgenden Kapitel).

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die Reaktionen von *Nemurella pictetii* auf verschiedene Umweltbedingungen zu analysieren, um so mögliche Ursachen der hohen Variabilität in ihrem Lebenszyklus aufzuzeigen.

II Grundlagen und Problemstellung

1 Ökologische Grundlagen

1.1 Vorkommen

Nemurella pictetii KLAPÁLEK, 1900 (Plecoptera: Nemouridae), die einzige Art der Gattung, ist eine häufige und weitverbreitete Steinfliege Europas (ILLIES 1978, NESTEROVITCH & ZWICK 2003). Ihr Vorkommen erstreckt sich von der iberischen Halbinsel bis Skandinavien und von Irland bis zum Baikalsee. Die Larven sind in Gewässern jeden Typs zu finden (ILLIES 1955, LILLEHAMMER 1988), wobei sie wohl bevorzugt Quellen, Sickerstellen und kleine, langsam fließende quellnahe Bäche (ZWICK 1977) besiedeln. Diese Aussage wird durch viele an Quellen durchgeführte Arbeiten belegt (z. B. LINDEGAARD & THORUP 1975, NESTEROVITCH & ZWICK 2003, IVEN 2004).

N. pictetii gehört darüber hinaus zu den wenigen Steinfliegenarten, die auch in sauren Gewässern vorkommen (BRINCK 1949, ZWICK 1967, MATTHIAS 1983, RUPPRECHT & FRISCH 1991) und kann dort durchaus hohe Abundanzen erreichen (HILDREW et al. 1980, MATTHIAS & MEINEL 1982). Die Toleranz bezüglich niedriger pH-Werte konnte auch experimentell bestätigt werden (RUPPRECHT & FRISCH 1991).

THORUP (1963), LINDEGAARD & THORUP (1975) oder FIALKOWSKI (1986) betonen, dass sich die Larven von *N. pictetii* bevorzugt in dichter Vegetation aufhalten, was auch eigene Beobachtungen bestätigen. In Pflanzenbeständen erreichen die Larven hohe Dichten (siehe auch Abschnitt II 1.4.2, S. 7). Dabei spielt es keine Rolle, ob es sich um Moose, Makrophyten (z. B. *Galium palustre*) oder vom Ufer in das Wasser hineinhängende Vegetation handelt.

1.2 Imagines

N. pictetii besitzt je nach geografischem Vorkommen unterschiedliche Emergenzzeiten und -muster im Jahresverlauf. Die Verhältnisse an zwei mitteleuropäischen Fundorten veranschaulicht Abbildung 1. Deutlich erkennbar ist die für Steinfliegen relativ lange Flugzeit vom Frühjahr bis in den Herbst hinein und eine ausgeprägte Mehrgipfligkeit (beispielsweise drei Gipfel in der Emergenz des Teichbaches). Während ZWICK (1977) zunächst vermutete, dass die einzelnen Gipfel durch eine sehr starre einjährige Entwicklungszeit hervorgerufen werden, konnte er diese Annahme in einer späteren Arbeit widerlegen. Für die Population an einem Breitenbach-Zufluss wiesen WOLF & ZWICK (1989) anhand von parallel durchgeführten Laborexperimenten, Emergenz- und Benthosuntersuchungen nach, dass die hier ausgeprägten Gipfel durch verschiedene Generationen verursacht werden. In der untersuchten Population kommt es zu einer Aufspaltung in eine uni- und eine bivoltine Kohorte. Während ein Teil der im Frühjahr aus den Eiern (auch aus einem Eigelege) schlüpfenden Larven noch im Herbst des selben Jahres emergiert, benötigt der andere Teil bis zum nächsten Frühjahr, um seine Entwicklung abzuschließen. Im Frühjahrs-Emergenzgipfel vereinen sich somit verschiedene Generationen: zum einen emergieren hier Larven

aus den Gelegen des vergangenen Frühjahrs, zum anderen solche aus Eiern, die erst im Herbst abgelegt wurden. Demzufolge kann davon ausgegangen werden, dass zumindest mitteleuropäische Populationen einen teilweise bivoltinen Lebensverlauf zeigen. Darüber hinaus erscheinen auch trivoltine Lebensverläufe möglich (siehe Abbildung 1, Teichbach, ZWICK 1977, MATTHIAS 1983). Weitere Angaben über Emergenz und Voltinismus von *N. pictetii* aus anderen Gebieten Europas sind in Tabelle 1 aufgeführt.

Tabelle 1: Übersicht über in der Literatur gemachte Angaben zu Vorkommen, Emergenz und Voltinismus von Nemurella pictetii. Es werden nur Arbeiten aufgeführt, die Daten über einen bestimmten Fundort enthalten und kontinuierlich über einen längeren Zeitraum erhoben wurden. Abkürzungen: BG = Breitengrad, H = Höhe über NN [m], Emergenz = Monate der Emergenz (in Klammern Emergenzgipfel), Voltinis. = Voltinismus; A, M, E, bezieht sich auf Anfang, Mitte, Ende des jeweiligen Monats; uni = univoltin usw. (mit ? gekennzeichnete Angaben sind meine eigenen Interpretationen des Voltinismus, die unter Umständen von den Angaben der Autoren abweichen).

Land	Gewässer	BG	H	Emergenz	Voltinis.	Autoren
FI	Tourujoki-Zuflüsse	62	90	M06 - M10	-	BAGGE & HYNYNEN (1995)
NO	Øvre Heimdalsvatn	61	1090	07	uni/ semi	LILLEHAMMER (1975, 1979)
NO	Finse	60	1220	M07 - A08	semi	BRITAIN (1978)
DK	Quellen Rold Kilde, Ravnkilde	56	58	A04 - A09 (05)	uni	THORUP (1963), IVERSEN (1978)
DE	Quelle am Dieksee	54	34	04 - 09 (05, 08)	bi ?	IVEN (2004)
	Quelle am Kellersee	54	34	04 - 06 (05)	uni ?	
DE	Große Romke, Quelle mittlerer Bereich	52	615	A06 - M10 E04 - M10	bi ? bi ?	BROCK & BLUM (1977), BROCK (1986)
DE	Nieste und Zuflüsse	51	280 - 340	A04 - M11 (06, 08, 09/10)	tri ?	MATTHIAS (1983)
GB	Broadstone Stream	51	120	M03 - A11 (04/05, 09?)	bi ?	HILDREW et al. (1980), PETERSEN et al. (1999)
PL	Biała Przemsza-Zufluss	50	470	E04 - A10	bi ?	FIALKOWSKI (1986)
DE	Rohrwiesenbach	50	325	04 - 09 (05, 09?)	bi ?	SANDROCK (1978)
DE	Breitenbach	50	280	A04 - E10 (05, 09/10)	bi	WOLF & ZWICK (1989)
DE	Breitenbach-Zufluss	50	240	E04 - E10 (05, 09)	bi	WOLF (1986)
DE	Fulda, Quelle	50	850	M04 - A08	uni	NESTEROVITCH & ZWICK (2003)
SK	Veľký Javorník	48	530	-	bi	KRNO (1998)
AT	Teichbach	48	700	04 - 12 (05, 08, 10)	tri ?	ZWICK (1977)
FR	Neste d'Aure-Zuflüsse	43	732	02 - 11	tri ?	LAVANDIER & DUMAS (1971)

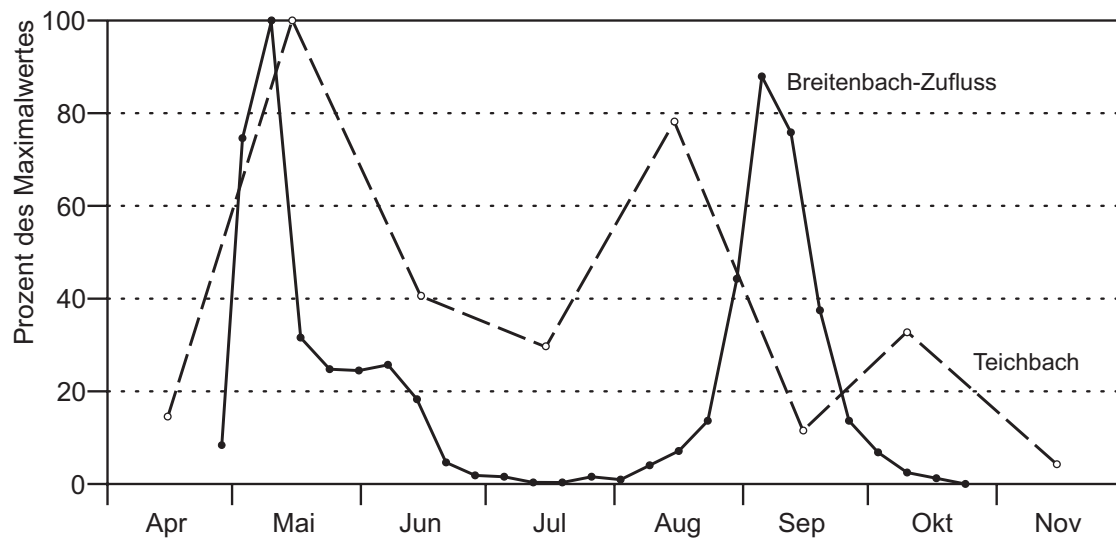


Abbildung 1: Emergenzverlauf von *Nemurella pictetii* am Teichbach (1974, Monatssummen, $N = 514$) und an einem Breitenbach-Zufluss (1985, Wochensummen, $N = 1981$); nach ZWICK (1977) und WOLF (1986).

Die Lebensdauer der Plecopteren-Imagines ist kurz. ZWICK (1980) geht allgemein von einer zwei- bis fünfwöchigen Lebensdauer aus. KHOO (1964) gibt für im Labor gehaltene Tiere Lebenslängen von maximal 22 (Männchen) bzw. 25 (Weibchen) Tagen an. Ähnliche Aussagen macht auch ELLIOTT (1988). *N. pictetii* nimmt in diesem Stadium Nahrung auf. Sie frisst Grünalgen und Flechten, welche sich auf Stämmen und Zweigen befinden (BRINCK 1949). LOTZ (1987) beschäftigte sich mit der Nahrungsverwertung adulter Tiere dieser Art. Er konnte feststellen, dass hauptsächlich niedere Pflanzen mit weniger stabilen Zellwänden assimiliert werden. Mit Hilfe radioaktiv markierter Glucose und Leucin konnte er nachweisen, dass sie in der Lage sind, diese Stoffe zu verwerten. Weiterhin vermutet er, dass die Nahrungsaufnahme die Eiproduktion positiv beeinflusst, obgleich eine Gewichtsabnahme der Imagines im Laufe der Tage auch durch aufgenommene Nahrung nicht gänzlich kompensiert werden konnte (LOTZ 1987).

1.3 Eigelege

Nemurella pictetii legt ihre gallertartigen, meist mehrere hundert Eier umfassenden Gelege bevorzugt kurz über der Wasseroberfläche an aus dem Wasser ragenden Steinen ab (eigene Beobachtungen, WOLF 1986, ENDERS 1994, vgl. auch BJARNOV & THORUP 1970). Nach KHOO (1964) produzieren die Weibchen bis zu zwei Gelege, deren gesamte Eizahl er mit maximal 1079 Eiern angibt. ELLIOTT (1988) nennt etwa 500 Eier pro Weibchen, die sich auf ein bis zwei Gelege verteilen (Spannbreite: 212 - 902).

Nemurella pictetii zeigt eine direkte Entwicklung ohne Eidiapause (ELLIOTT 1988, WOLF & ZWICK 1989). Die Embryogenese ist stark temperaturabhängig. Mehrere Arbeiten beschäftigten sich mit dieser Thematik (KHOO 1964, ELLIOTT 1984, 1988, WOLF 1986). Die Zeit, in der etwa die Hälfte der Larven schlüpfte, betrug bei 6 °C ca. 35 Tage und verkürzte sich bei 14 °C auf 16 Tage (WOLF 1986). Der Schlupferfolg war in allen Untersuchungen generell sehr hoch (WOLF 1986 gibt Werte zwischen 88 und 100 % an). Lediglich bei sehr hohen Temperaturen (um 20 °C) lag der Schlupferfolg bei etwa 40 % (ELLIOTT 1984, 1988).

1.4 Larven

1.4.1 Larvenstadien

Als hemimetabole Insektenart besitzt *Nemurella pictetii* eine Vielzahl einander ähnelnder Stadien. Über die Anzahl der Larvenstadien liegen in der Literatur keine genauen Angaben vor. Ihre Zahl scheint variabel und nicht exakt festgelegt zu sein (ZWICK 1980). Männchen scheinen weniger Stadien zu durchlaufen als Weibchen. ELLIOTT (1984) spricht von 15 bei männlichen bzw. 17 bei weiblichen Tieren, KHOO (1964) gibt 16 für ein Weibchen an. Die Mehrzahl der Larvenstadien lässt sich weder morphologisch (bedingt durch den Entwicklungstyp) noch anhand der Größe (durch große Streuungen innerhalb der einzelnen Stadien) voneinander trennen. Lediglich bei einigen Stadien gelingt eine morphologische Unterscheidung. KHOO (1964) verwendet zur Unterscheidung der ersten vier Larvenstadien eine Kombination aus der Anzahl der Cercus- und Antennenglieder. Die folgenden Stadien sind nicht sicher unterscheidbar. Erst am Ende der Larvalphase ist wieder eine Auftrennung in einzelne Stadien möglich. Das sind die durch Flügelscheiden gekennzeichneten fünf letzten Larvenstadien vor der Imaginalhäutung (siehe Abschnitt III 4.1.1 in der Methodenübersicht, S. 23).

N. pictetii ist durch einen ausgeprägten Sexualdimorphismus gekennzeichnet. Er wird bereits in den letzten Larvenstadien sichtbar und äußert sich neben der Ausbildung äußerer Geschlechtsmerkmale (siehe S. 24) in unterschiedlichen Imaginalgrößen und -gewichten. Die Weibchen werden größer und schwerer als die Männchen. In Abbildung 2 sind exemplarisch die Kopfkapselbreiten der letzten beiden Larvenstadien, aufgetrennt nach dem Geschlecht, dargestellt. Die Abbildung enthält zusammengefasste Daten, die in den verschiedenen Experimenten gewonnen wurden. Sie veranschaulicht die enorme Schwankungsbreite in der Größe der Tiere innerhalb eines Stadiums, die Überlappungen der Kopfkapselbreite zwischen den Stadien und den Sexualdimorphismus.

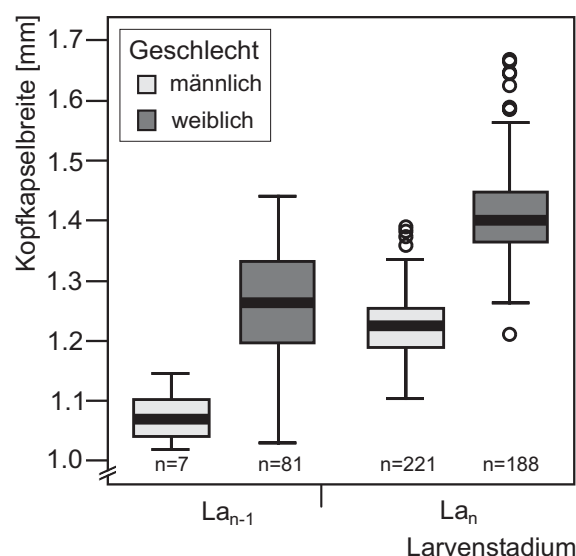


Abbildung 2: Kopfkapselbreiten von Larven der letzten zwei Larvenstadien, getrennt nach dem Geschlecht (nähere Angaben im Text, Bedeutung der Boxplot-Symbole siehe S. 128).

1.4.2 Larvendichten im Freiland

Repräsentative quantitative Daten über die Larvendichten aquatischer Invertebraten sind nur schwierig zu erhalten. Ursache dafür ist die zumeist nicht homogene Verteilung der Individuen in ihren Habitaten. ELLIOTT (1977) beschäftigt sich mit dieser Problematik und verweist auf die eigentliche Notwendigkeit von über 50 Proben, um statistisch präzise Daten zu erhalten. Er selbst stellt fest, dass Proben dieser Größenordnung im Hinblick auf den damit verbundenen Aufwand nicht möglich sind und schlägt einen Kompromiss zwischen statistischer Präzision und Arbeitsaufwand vor. Dieser Kompromiss führt jedoch immer noch zu hohen Stichprobengrößen. Neben der statistischen Präzision und dem Arbeitsaufwand kommt aber auch der Größe der Probenahmestelle besondere Bedeutung zu. Gerade bei kleinräumigen Habitaten (z. B. Quellen) sind der Stichprobengröße schnell Grenzen gesetzt.

Breitenbach

Um zumindest einen Überblick über die quantitative Verteilung von *N. pictetii* an der Entnahmestelle Breitenbach (Lage und Beschreibung siehe S. 20) zu erhalten, wurde eine quantitative Probennahme durchgeführt. Sie fand im Februar 2003 mit Hilfe eines runden Stechbohrers (\varnothing 74 mm) statt. Die Fläche betrug demnach 43 cm². Es wurden alle an dieser Entnahmestelle vorhandenen Habitate (Sand, Detritus, zwei Pflanzenbestände aus *Galium palustre* bzw. *Agrostis stolonifera*) beprobt. Pro Probenhabitat wurden jeweils drei Parallelen entnommen. Die Ergebnisse zeigen wie erwartet auch innerhalb der einzelnen Habitate große Streuungen (Abbildung 3). In den Benthosproben sind sehr unterschiedlich große Larven enthalten (Tabelle 2, Abbildung 4).

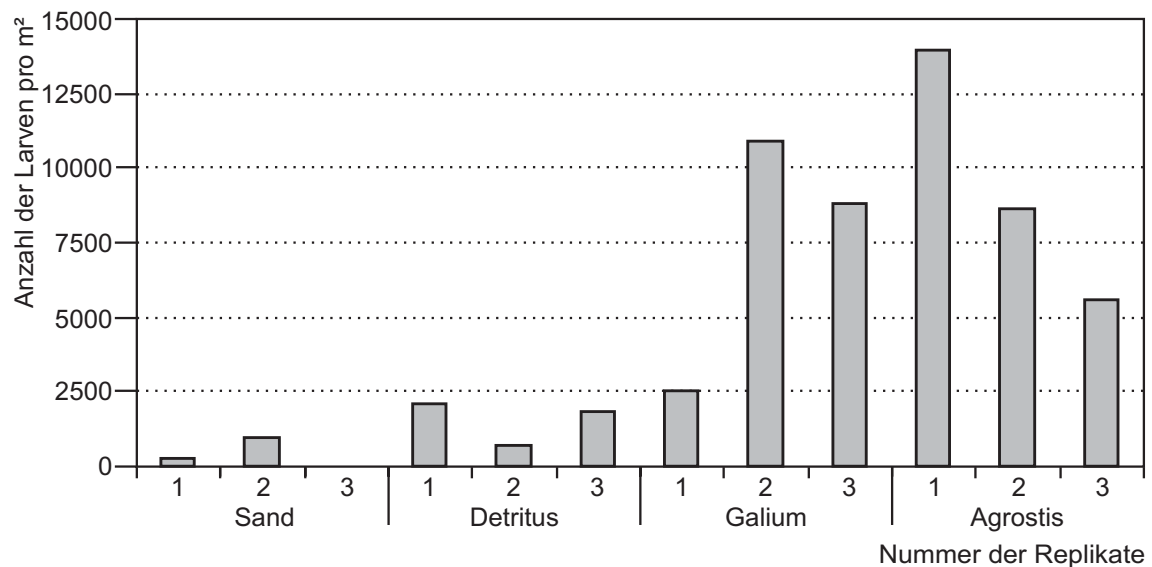


Abbildung 3: Anzahl der Larven an der Entnahmestelle Breitenbach pro Quadratmeter Bodengrund. Dargestellt sind jeweils die drei Replikate je Habitat.

Tabelle 2: Anzahl der Larven nach 0.1 mm Kopfkapselbreite-Größenklassen getrennt. Die Angaben beziehen sich auf einen Quadratmeter Bodengrund. Es wird der Mittelwert aus drei Parallelen angegeben.

Habitat	obere Grenze der Größenklasse													
	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	Gesamt
Sand	-	78	233	-	78	-	-	-	-	-	-	-	-	388
Detritus	-	78	233	233	155	233	78	155	78	78	155	-	78	1550
<i>Galium</i>	-	1318	2016	1860	543	388	310	233	388	78	310	-	-	7442
<i>Agrostis</i>	78	930	1395	2248	1318	1240	853	465	543	233	78	-	-	9380

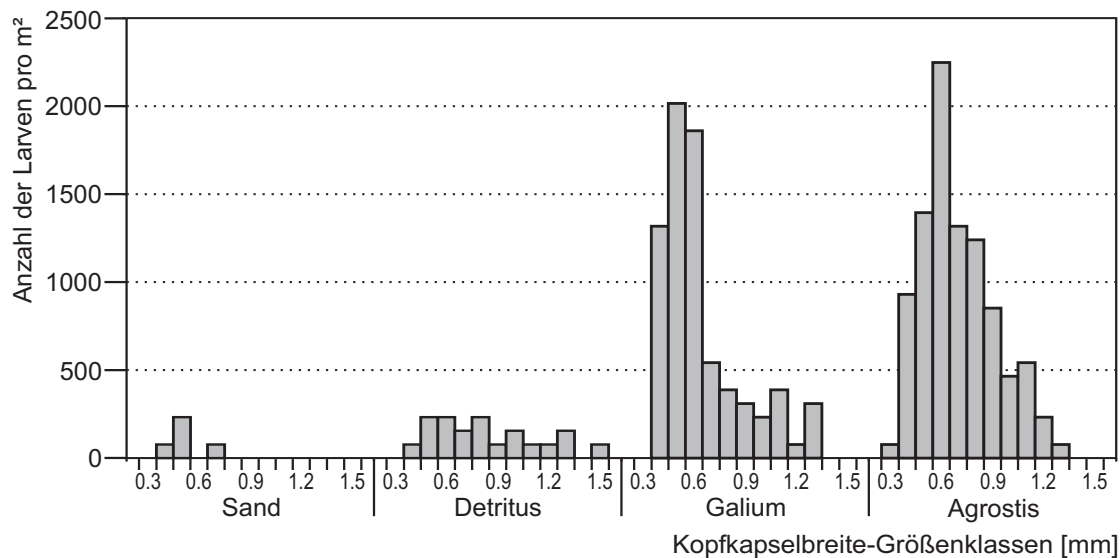


Abbildung 4: Anzahl der Larven pro Quadratmeter Bodengrund (aufgetrennt nach Kopfkapselbreite-Größenklassen) in den verschiedenen Habitaten. Dargestellt ist der Mittelwert aus drei Parallelen.

Auffallend sind die zum Teil sehr hohen Larvendichten pro Quadratmeter Bodengrund in den durch Vegetation gekennzeichneten Habitaten. Die Larvendichten dürfen aber nicht nur auf die zweidimensionale Bodenfläche bezogen werden, sondern müssen im Zusammenhang mit den Makrophyten gesehen werden. Je nach deren Wuchs vergrößern sie die für die Larven zur Verfügung stehende Oberfläche beträchtlich. BIERMANN (1990) vergleicht Angaben verschiedener Autoren zur spezifischen Oberfläche submerser Makrophyten. Sie kommt zu dem Ergebnis, dass die spezifische Oberfläche der Pflanzen größenordnungsmäßig zwischen 500 und 1500 cm² pro Gramm ihrer Trockenmasse variiert. Dabei ist die Variabilität zwischen den verschiedenen Arten genauso hoch wie innerhalb der Arten. Nimmt man eine Oberfläche von 1000 cm² g⁻¹ Trockenmasse an, ergeben sich für die beiden genannten Proben mit Makrophyten die in Abbildung 5 dargestellten Larvendichten. Die den Larven zur Verfügung stehende Oberfläche erhöhte sich durch die submersen Makrophyten um das sechs- bis 22-fache.

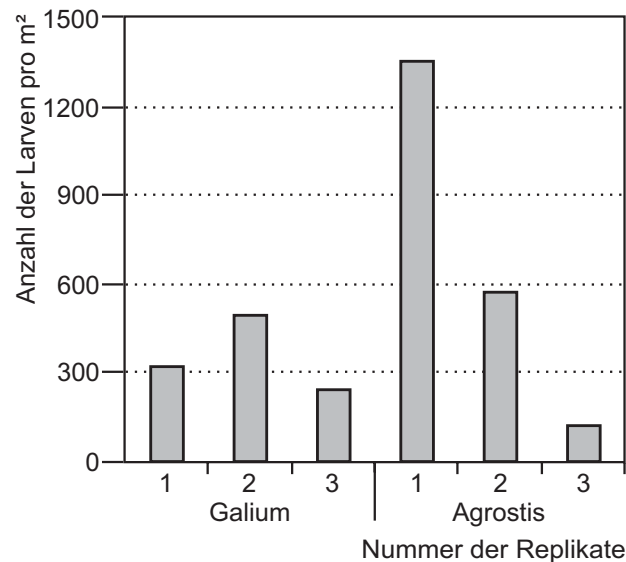


Abbildung 5: Anzahl der Larven pro Quadratmeter an der Entnahmestelle Breitenbach unter Berücksichtigung der durch die Makrophyten zur Verfügung stehenden Oberfläche. Näheres siehe Text. Dargestellt sind die drei Replikate je Habitat.

Vergleich mit anderen Fundorten

Quantitative Untersuchungen der Larvendichte von *Nemurella pictetii* sind aus den oben genannten Gründen in der Literatur selten zu finden. Eine Übersicht publizierter Daten gibt Tabelle 3. Obwohl sich die Probenahmetechnik in den einzelnen Untersuchungen unterschied und in keiner Arbeit die Oberfläche der Vegetation berücksichtigt wurde, sollten dennoch grundsätzliche Vergleiche möglich sein. Auch bei diesen Daten ist erkennbar, dass vor allem in Pflanzenbeständen hohe Individuenzahlen pro Quadratmeter Bodenfläche erreicht werden (z.B. fast 30000 Individuen pro m² in der Moosvegetation der Quelle Ravnkilde). Vergleicht man die im Februar 2003 gefundenen Larvendichten im Breitenbach mit den in Tabelle 3 aufgeführten Daten, so ist eine mittlere Larvendichte von 7400 bzw. 9400 Tieren pro Quadratmeter durchaus nicht ungewöhnlich.

Tabelle 3: Larvendichten von *Nemurella pictetii* pro Quadratmeter an verschiedenen Fundorten. Abkürzungen: Feb = Larvendichte im Februar, Maximum = maximale Larvendichte (der betreffende Monat in Klammern), n = Zahl der Parallelproben.

Land	Gewässer	Feb	Maximum	Bemerkungen	Autoren
GB	Broadstone Stream	293	1323 (09)	alle Substrate, n = 40	HILDREW & TOWNSEND (1982)
PL	Biała Przemsza-Zufluss	14174	18365 (01)	submerse Makrophyten, Larven unter 1 mm Körperlänge nicht berücksichtigt, n = ?	FIALKOWSKI (1986)
DK	Quelle Ravnkilde	16785	29292 (08)	Moos, Erstlarven evtl. nicht berücksichtigt, n = 10	LINDEGAARD & THORUP (1975)
SK	Veľký Javorník	ca. 220	ca. 900 (12)	kiesiges Substrat und Detritus, n = 2-3	KRNO (1998)

Das Vorhandensein einer großen Bandbreite unterschiedlich großer (alter) Larven, wie sie Abbildung 4 dargestellt, ist für diese Art für einen großen Zeitraum des Jahres typisch (vgl. z. B. IVERSEN 1978, HILDREW et al. 1980, BROCK 1986, WOLF & ZWICK 1989, KRNO 1998, NESTEROVITCH & ZWICK 2003). Das hat seine Ursache in den flexiblen Lebenszyklen mit der Möglichkeit eines bivoltinen, vielleicht auch trivoltinen Lebensverlaufes. In der Spalte „Voltinis.“ der Tabelle 1 (S. 4) habe ich Daten aus der Literatur im Lichte der experimentellen Befunde von WOLF & ZWICK (1989) interpretiert.

2 Problemstellung und methodischer Ansatz

Das Ziel dieser Arbeit war es, Einblicke in mögliche Ursachen für die hohe Variabilität in der Länge des Lebenszyklus der Steinfliege *Nemurella pictetii* zu erhalten. Da diese Art keine Diapausen zeigt und sie fast ihren gesamten Lebenszyklus in der Larvalphase verbringt, müssen die Ursachen für die Differenzen in der Lebensdauer in dieser Entwicklungsphase zu finden sein. Die Unterschiede kommen dabei nicht nur innerhalb einer Population, sondern auch zwischen Individuen eines Geleges vor.

Die mögliche genetische Unterscheidung mehrerer Kohorten wurde von SCHULTHEIS et al. (2002) an der Steinfliege *Peltoperla tarteri* untersucht. Auch diese Art ist durch variable Lebenszyklen gekennzeichnet. Die Autoren konnten jedoch keine genetische Variation zwischen den einzelnen, sich unterschiedlich schnell entwickelnden Kohorten feststellen. Der Genfluss zwischen ihnen war sehr hoch. Sie gehen deshalb davon aus, dass die Larvalentwicklung innerhalb der Kohorten nicht genetisch fixiert ist.

Um die Steuerung der Lebenszyklen von *Nemurella pictetii* durch externe Faktoren zu prüfen, sollten die Reaktionen der Larven auf verschiedene Umweltbedingungen analysiert werden. Zu diesem Zweck musste ein Maß gefunden werden, mit dem mögliche Unterschiede in der Entwicklung quantifiziert werden konnten. Der ökologische Einfluss eines Faktors kann fast immer nur beurteilt werden, indem auf Experimente zurückgegriffen wird (SCHÖNBORN 1992, TOWNSEND et al. 2003). Nur in Experimenten – und speziell in Laborexperimenten – ist es möglich, gezielt einzelne Faktoren zu verändern und die übrigen Einflussgrößen konstant zu halten. Deshalb konzentrierten sich die Arbeiten zur Klärung der oben genannten Problemstellung auf die Durchführung von Laborexperimenten.

In Anbetracht der Zahl möglicher Einflussfaktoren (siehe Abbildung 6), der oft komplexen und sehr aufwendigen Versuchsbedingungen und der zur Verfügung stehenden Zeit war es nicht möglich, in jedem Experiment den gesamten Lebenszyklus von *N. pictetii* zu verfolgen. Stattdessen beschränkten sich die Versuche auf einen Ausschnitt der Larvalphase. Durch diese Vorgehensweise sollte ein breiter Überblick möglicher larvaler Reaktionen auf die verschiedenen Faktoren gewonnen werden. Durch den Versuchsaufbau, bei dem immer mindestens zwei Gruppen von Larven verschiedenen Umweltfaktoren ausgesetzt wurden, konnten Unterschiede hinsichtlich ihrer Entwicklung direkt verglichen werden.

Obwohl im Laufe der Larvalphase Veränderungen des Wachstums (gemessen z. B. an Kopfkapselbreite, Gewicht) und der Differenzierung (z. B. sichtbar in der Anlage von Flügelscheiden oder äußeren Geschlechtsmerkmalen) nicht immer mit der gleichen Geschwindigkeit ablaufen müssen, sind sie doch fest miteinander verbunden. Allgemein werden sie unter dem Begriff der Entwicklung zusammengefasst. Unter Entwicklung werden damit sowohl quantitative (Wachstum) als auch qualitative Veränderungen (Differenzierung) des Individuums verstanden (WIGGLESWORTH 1961, ARGELL 1964, ZISSLER 2003). In dieser Arbeit erübrigt sich eine derart strenge Trennung. Vielfach gestaltete es sich durch die schon beschriebenen Charakteristika der Larvalphase (vor allem durch die vielen, nur bedingt unterscheidbaren Stadien) schwierig, geeignete Merk-

male zur Beschreibung der Differenzierung zu finden. Meist wurden zur Charakterisierung von Entwicklungsunterschieden daher Wachstumsmerkmale verwendet. Deshalb werden, wenn nicht ausdrücklich darauf hingewiesen wird, die Begriffe Wachstum und Entwicklung synonym gebraucht.

Lag das Interesse auf dem Nachweis möglicher prospektiver Anpassungsstrategien, wurde auch ein Merkmal zur Beschreibung der Entwicklungsdauer verwendet. Ausgangspunkt für die Verwendung dieser zusätzlichen Variablen waren die einigen Modellen (ABRAMS et al. 1996, ABRAMS & ROWE 1996) zugrunde liegenden Überlegungen über die Beziehungen der Merkmale Imaginalgröße, Entwicklungsgeschwindigkeit und Entwicklungsdauer. In den Modellen wird angenommen, dass Organismen ihre Entwicklungsgeschwindigkeit und Imaginalgröße unabhängig voneinander den jeweiligen Erfordernissen flexibel anpassen können.

Um Entwicklungsunterschiede zu beschreiben, wurden je nach Versuchsaufbau die Merkmale Kopfkapselbreite, Trockengewicht, die Dauer bestimmter Larvenstadien und die Anzahl der Häutungen während des Experimentes verwendet. Zur Charakterisierung der Aktivitäts- bzw. Fraßzeiten und intraspezifischer Konkurrenzsituationen wurde die in einer bestimmten Zeit abgegebene Kotmenge zu Grunde gelegt. Die Dauer bestimmter Larvenstadien diente der Charakterisierung der Entwicklungszeit. Darüber hinaus fand die Überlebensrate als Maß für den Entwicklungserfolg Verwendung.

Das Körpergewicht der Larven stellt grundsätzlich ein geeignetes Maß zur Analyse von Wachstumsunterschieden dar. Jedoch kann mit ihm das Wachstum aquatischer Insektenlarven nicht individuell oder kontinuierlich verfolgt werden. Grund ist anhaftendes Wasser, welches die Messungen verfälschen kann. Wird das Wasser entfernt, kann es durch Austrocknung zu einer Schädigung der Organismen kommen. Körpergewichte können deshalb nur am Versuchsende erfasst werden und ermöglichen einen Vergleich zwischen Gruppen unterschiedlicher Behandlung. Werte vom Versuchsbeginn sind nur über eine separate Startstichprobe zu erhalten.

Auch mit der Kopfkapselbreite der Tiere können Wachstumsunterschiede sehr gut beschrieben werden. Mit dieser Variablen können zudem auch individuelle Zuwächse oder das kontinuierliche Wachstum über einen bestimmten Zeitraum anhand wiederholter Messungen verfolgt werden.

Durch die Erfassung der Anzahl der Häutungen während des Versuches ist es ebenfalls möglich, Rückschlüsse auf das Wachstum der Tiere zu ziehen.

Die Variablen Larvenstadium am Versuchsende, Dauer eines bestimmten Larvenstadiums, Kotmenge und Anzahl der Häutungen können lediglich in Versuchen genutzt werden, bei denen ältere Larven verwendet werden. Wie im Abschnitt II 1.4.1 ausgeführt, ist es nur in diesen Fällen möglich, das genaue Stadium und Geschlecht einer Larve zu bestimmen. Durch die Verwendung der ersten drei Variablen können einzelne Stadien (auch geschlechtsspezifisch) gezielt untersucht werden. Die Variable Larvenstadium am Versuchsende eignet sich darüber hinaus zur Beschreibung qualitativer Veränderungen (Differenzierung). Durch die Größe der älteren Tiere wird zudem die Handhabung vereinfacht.

Bei umfangreichen Vorversuchen mit mehreren Tageslängen, Temperaturen, Larvendichten und deren Kombinationen wurden sehr variable Entwicklungsmuster festgestellt. Dabei zeigte sich, dass die Entwicklungsgeschwindigkeit durch eine Vielzahl von Umweltfaktoren beeinflusst wird. Eine genaue Auftrennung der Einflüsse war hierbei nicht möglich. Der sehr umfassende Ansatz musste deshalb zugunsten übersichtlicherer Versuche aufgegeben werden. In ihnen wurden nur ein bis zwei Umweltfaktoren verändert. Weiterführende Ausführungen zum Versuchsdesign finden sich im Kapitel Methodenübersicht im Abschnitt Versuchsdesign und Datenanalyse (S. 32).

In der vorliegenden Arbeit wurden sowohl abiotische als auch biotische Umweltfaktoren hinsichtlich ihrer möglichen Einflüsse auf die Entwicklung der Larven untersucht. In Abbildung 6 sind diese Faktoren dargestellt.

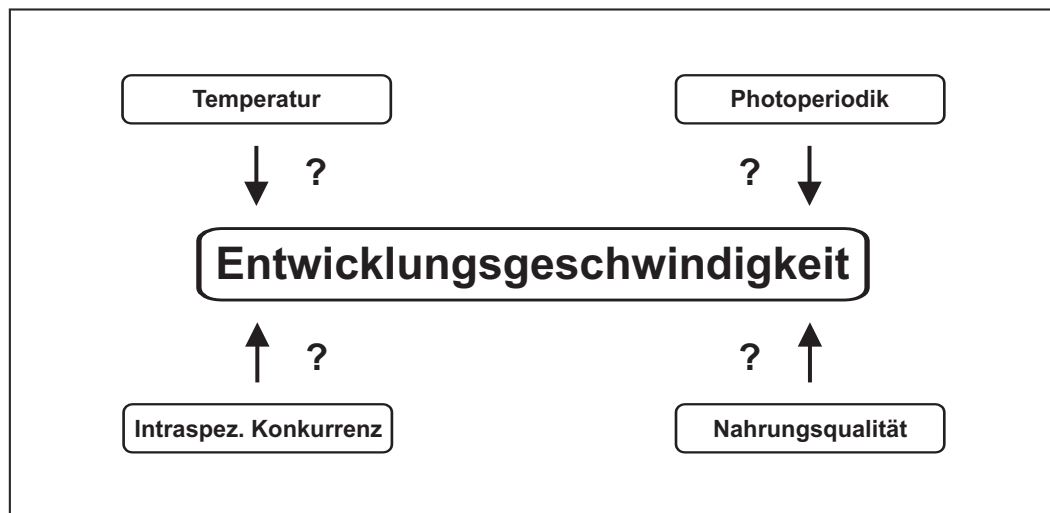


Abbildung 6: Schema der Faktoren, deren Auswirkungen auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven von *Nemurella pictetii* durch Experimente untersucht wurden.

III Methodenübersicht

1 Versuchsaufbau

Dieser Abschnitt widmet sich nur dem generellen Aufbau der Versuchsanlagen. Die unterschiedlichen Fragestellungen in den einzelnen Experimenten machten es notwendig, die Versuchsbedingungen speziell an die jeweiligen Anforderungen anzupassen. Diese Modifikationen werden – um Übersichtlichkeit zu wahren – im Kapitel IV in den entsprechenden Abschnitten beschrieben.

Einen Vergleich verschiedener methodischer Ansätze zur Larvenhaltung gab MARTEN (1987). Er verwendete drei Hälterungsmethoden (unbelüftete Petrischalen, mit Druckluft belüftete PVC-Dosen, in einer Sprinklerrinne positionierte Dosen) und konnte zeigen, dass es je nach Hälterungsbedingung zu erheblichen Unterschieden sowohl in den Wachstums- als auch in den Überlebensraten kommen kann. MARTEN vermutete als Ursache für diese Differenzen eine Verschlechterung der Wasserqualität durch Stoffwechsel-Endprodukte. Daher galt es, im Versuchsaufbau besonders auf eine einheitliche und gute Wasserqualität in allen Replikaten zu achten.

1.1 Durchfluss-Versuchsanlage

Allgemeiner Aufbau

Die Versuchsanlage musste mehreren Anforderungen genügen. In ihr sollten einerseits die Temperatur und Wasserqualität für alle Versuchseinheiten identisch gehalten werden, andererseits andere Faktoren (z. B. Photoperiodik) gezielt verändert werden können. Das konnte mit einem Fließ-System und mehreren, in sich abgeschlossenen größeren Einheiten erreicht werden (siehe Tabelle 4 und Abbildung 7). Das Wasser wurde in einem zentralen Wasserreservoir (100 l Fassungsvermögen) temperiert und durch Belüftung mit Sauerstoff angereichert. In Reservoir befand sich eine Pumpe, die einen kontinuierlichen Wasserstrom zu den Versuchseinheiten erzeugte. Die einzelnen Versuchseinheiten standen in lichtdicht verschließbaren Behältern (lichtdichte Einheiten). Als Schlauchsystem dienten handelsübliche Aquarienschläuche mit einem Innendurchmesser von 12 mm. Kurz vor den Versuchseinheiten reduzierte sich der Durchmesser auf 6 mm.

Tabelle 4: Übersicht der in der Durchfluss-Versuchsanlage verwendeten Geräte.

Gerät	Hersteller	Typ	Spezifikation
Tauchpumpe	Oase	Nautilus 4000	65 l min ⁻¹ , max. Wassersäule 3.9 m
Eintauchkühler	Huber	TC40-Reihe	mit externem Temperaturfühler (Pt100)
Membranpumpe	Scheco	M2K3	350 l h ⁻¹
Leuchtstoffröhre	Osram	Biolux	18 W, 1100 lm
Datenlogger	Grant	1250 series	mit externen Thermoelementsonden

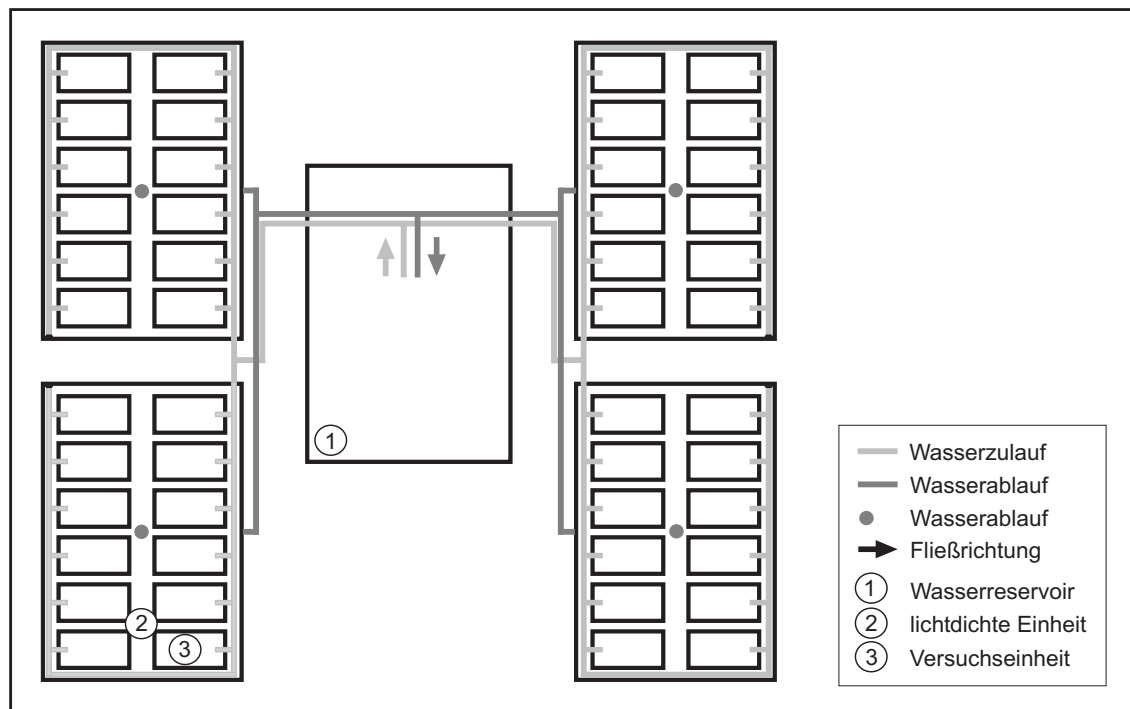


Abbildung 7: Schema der Durchfluss-Versuchsanlage in der Aufsicht mit einer möglichen Anordnung einzelner Versuchseinheiten.

In der großen Mehrzahl der Experimente sah der weitere Aufbau folgendermaßen aus. Das Wasser strömte durch die mit einem Gazefenster versehenen Versuchseinheiten (siehe III 1.3.3, Seite 18), sammelte sich in den lichtdichten Einheiten und floss von dort wieder in das zentrale Wasserreservoir zurück. Bei Bedarf konnte jedoch auch der Wasserspiegel in den lichtdichten Einheiten angehoben und so ein temperierbares Wasserbad geschaffen werden. Auf diese Weise war es beispielsweise möglich, auch Versuchseinheiten ohne Wasserdurchlauf (siehe III 1.3.1 und III 1.3.2) bei konstanten Temperaturen speziellen Photoperioden auszusetzen. Für die Experimente standen drei Anlagen dieses Typs zur Verfügung, so dass auch Versuche mit unterschiedlichen Temperaturbedingungen durchgeführt werden konnten.

Bestrahlungsstärke

Die Bestrahlungsstärke in den einzelnen Versuchseinheiten konnte mit Hilfe eines „Fiber Light Meters“ der Firma Illuminova AB mit 3 mm Lichtleiter und sphärischer Kugel als Anzahl der pro Flächeneinheit auftreffenden Photonen im Wellenlängenbereich zwischen 400 und 700 nm bestimmt werden. Sie betrug in den Versuchseinheiten unterhalb des Wasserspiegels ca. $30 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Photoperiodik

Je nach Fragestellung der einzelnen Experimente wurde mit unterschiedlichen Tageslängen gearbeitet (die Begriffe Photoperiodik und Tageslänge werden im folgenden synonym benutzt). Die Mehrzahl der Versuche fand unter Langtagbedingungen statt (16 h Licht: 08 h Dunkelheit). In einigen Experimenten wurde auch Tag-Nacht-Gleiche (12:12) oder Kurztag (08:16) angewandt.

Wassertemperatur

Für die Kühlung des Wassers kamen Eintauchkühler zum Einsatz. Verwendung fanden dabei entweder Geräte neuerer Bauart mit digitaler Temperaturanzeige und Einstellmöglichkeit oder ältere Geräte, bei denen das grob arbeitende Drehpotentiometer durch ein 10-Gang-Wendel-Präzisions-Drahtpotentiometer ersetzt worden war. Dadurch war es möglich, das Wasser auf etwa $\pm 0.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ genau zu temperieren. Die Wassertemperatur wurde mittels Datenlogger (siehe Tabelle 4) in 10-minütigen Intervallen kontrolliert.

Wasserqualität

Das verwendete Wasser stammte aus dem unteren Abschnitt des Breitenbaches nahe der sogenannten Emergenzfalle Haus B (eine Karte findet sich beispielsweise in COX 1990a). Nachfolgend sind einige chemische Wasserparameter aufgeführt. Sie stammen aus langjährigen Aufzeichnungen der Limnologischen Fluss-Station (H.-H. SCHMIDT) und sind in MARXSEN et al. (1997) und REIDELBACH (1994) wiedergegeben. Der Breitenbach zeichnet sich durch seine geringe Ionenkonzentration aus. So beträgt beispielsweise die Leitfähigkeit bei $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ nur etwa $140 - 190\text{ }\mu\text{S cm}^{-1}$. Dies hat seine Ursache im geologischen Untergrund aus Bundsandstein. Die Ammonium-, Nitrat- und Phosphatkonzentrationen sind ebenfalls gering und bewegen sich in einem Bereich von ca. 0.03 mg l^{-1} (Ammonium-N), $0.6\text{--}1.3\text{ mg l}^{-1}$ (Nitrat-N) bzw. $0.02 - 0.045\text{ mg l}^{-1}$ (gelöster reaktiver Phosphor). Der pH-Wert des Baches schwankt nur unwesentlich um 7.

Bei jedem Wasserwechsel wurde etwa die Hälfte des Wassers im zentralen Reservoirs ausgetauscht (50 l). Das neu verwendete Wasser war zuvor gefiltert worden (Maschenweite: $100\text{ }\mu\text{m}$) und hatte sich im Laufe eines Tages auf die entsprechende Temperatur abgekühlt bzw. erwärmt. Stichprobenartige Kontrollen zu Beginn der Versuchsreihe zeigten bei Wasserwechsel-Intervallen von einer Woche keine Verschlechterung der Wasserqualität innerhalb und zwischen den Anlagen im Laufe der Versuchszeit (geprüft über Leitfähigkeit, Ammonium-, Nitrat- und Phosphatkonzentration).

Durchfluss

Der von der Tauchpumpe erzeugte permanente Wasserstrom konnte an der Pumpe und noch einmal separat an den lichtdichten Einheiten geregelt werden. Er war zwischen den einzelnen Schlauch-Versuchseinheiten relativ konstant und betrug ca. $150 - 200\text{ ml min}^{-1}$. Damit ergab sich beispielsweise für die am häufigsten verwendete Versuchseinheit (VE Nr. 3, siehe Tabelle 5 auf S. 18) theoretisch ein vollständiger Wasseraustausch innerhalb von ein bis zwei Minuten.

1.2 Sprinkler-Versuchsanlage

Diese Anlage fand ausschließlich für den Versuch ‘Mittleres Wachstum und Larvendichte’ Verwendung (siehe Abschnitt IV 2.3, S. 71). Der prinzipielle Aufbau entsprach dem des Durchfluss-Systems. Die Anlage bestand aus einem Wasserreservoir (25 l) und einem Rohrsystem mit einem Durchmesser von 15 mm, in dem in regelmäßigen Abständen 2 mm breite Bohrungen eingebracht waren. Eine Aquarienpumpe (Eheim, Typ 1026; 11.8 l min^{-1}) beförderte das Wasser aus dem Reservoir in das Rohrsystem. Von dort strömte es über im

Deckel und an den Seiten eingearbeitete Gazefenster durch die Versuchseinheiten hindurch und floss über eine Wanne passiv in das Sammelgefäß zurück. Eine Abbildung und nähere Beschreibungen des von P. ZWICK entwickelten Systems finden sich bei ZWICK & TESLENKO (2002) bzw. bei ZWICK & HOHMANN (2003). Die Bestrahlungsstärke in den einzelnen Versuchseinheiten unterhalb des Wasserspiegels entsprach etwa $4 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

1.3 Versuchseinheiten

Je nach Fragestellung konnten unterschiedliche Versuchseinheiten (VE) in den Versuchsanlagen verwendet werden. Der Boden der Versuchseinheiten wurde, mit Ausnahme der Becher-Versuchseinheiten, mit Sandpapier (800 Körner pro cm^2) aufgeraut. Das erwies sich für die Fortbewegung der Larven als absolut ausreichend. Auf Bodensubstrat konnte deshalb verzichtet werden. In den Versuchseinheiten ließen sich einzelne Tiere oder kleine Gruppen beobachten.

1.3.1 Futterwahl-Versuchseinheit

Die Futterwahl-Versuchseinheiten wurden aus Muffenstopfen von Kanalrohren hergestellt (Abbildung 8, links und Tabelle 5, Nr. 1). Die unterschiedlichen Futterarten befanden sich in gleichen Abständen voneinander auf Tonkacheln, die auch für die Biofilm-Zucht Verwendung fanden (näheres im Abschnitt III 3.2, S. 21). In das Zentrum der Versuchseinheit konnte ein Plexiglasrohr mit einem Innendurchmesser von 4 cm platziert werden. Es diente der Aufnahme der Larven vor dem eigentlichen Versuchsbeginn. Dadurch war gewährleistet, dass einerseits alle Larven zeitgleich freigegeben werden konnten und andererseits alle Larven den gleichen Ausgangspunkt und damit die gleichen Entfernungen zu jeder angebotenen Futterart besaßen.

1.3.2 Becher-Versuchseinheit

Die Becher-Versuchseinheiten bestanden aus zwei ineinander geschobenen und nach unten konisch zulaufenden Gefäßen (Joghurtbecher), in denen der Boden des inneren Gefäßes aus Gaze bestand (Abbildung 8, Mitte und Tabelle 5, Nr. 2).

1.3.3 Schlauch-Versuchseinheit

Die Schlauch-Versuchseinheiten zeichneten sich durch einen fest schließenden Deckel aus, durch den der Schlauch für die Wasserzufuhr hindurchführte (Abbildung 8, rechts und Tabelle 5, Nr. 3). Sie besaßen einen Gazeabfluss, sodass das Wasser über die lichtdichte Einheit wieder in das Zentralgefäß zurückströmen konnte.

1.3.4 Gaze-Versuchseinheit

Die Gaze-Versuchseinheiten (Tabelle 5, Nr. 4), die ausschließlich in dem auf Seite 17 beschriebenen Sprinkler-System Verwendung fanden, glichen den Schlauch-Versuchseinheiten. Es fehlte lediglich der Schlauch für den Wasserzufluss. Stattdessen befand sich im Deckel ein Gazefenster, durch das das Wasser in die Versuchseinheit fließen konnte.

volumen und Maschenweite der Gazeöffnung.

Nr.	Beschreibung (Material)	Abmessungen am Boden [cm]	Grundfläche ca. [cm ²]	Wasservolumen ca. [ml]	Maschenweite Gaze ca. [µm]
1	Futterwahl-VE (PVC)	Ø = 19.2	290	900	-
2	Becher-VE (PP)	Ø = 5.5	24	170	1500
3	Schlauch-VE (PP)	10.5 × 5.5	58	260	80
4	Gaze-VE (PP)	4.5 × 4.5	20	70	80

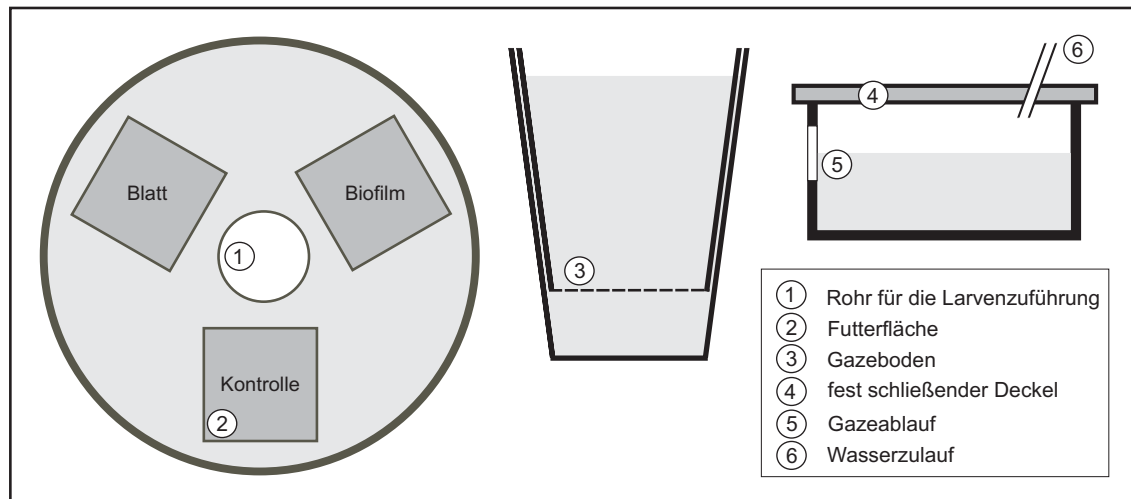


Abbildung 8: Schemata der verwendeten Versuchseinheiten: Links möglicher Aufbau einer Futterwahl-VE (Aufsicht), in der Mitte Becher-VE (Längsschnitt) und rechts Schlauch-VE (Längsschnitt). Die Abbildungen sind nicht im gleichen Maßstab gezeichnet.

2 Larven-Material

Die für die Experimente erforderlichen Tiere wurden aus den nachfolgend aufgeführten drei örtlichen Vorkommen entnommen. Dabei fanden vorzugsweise Larven aus der Population unterhalb der Breitenbachquelle (siehe Abschnitt 2.3) Verwendung. Nur in zwei Fällen, in denen die erforderlichen Larven zu Versuchsbeginn nicht in ausreichender Anzahl oder Größe im Breitenbach zur Verfügung standen, wurde auf die anderen beiden Vorkommen zurückgegriffen. In den folgenden Abschnitten sollen die Entnahmeorte kurz charakterisiert werden.

2.1 Sambach

Der Sambach (Sa) ist ein kleiner westseitiger Fuldazufluss, der über den Wiesbach in die Fulda entwässert. Die Larven wurden etwa 1 km oberhalb der Ortschaft Sassen in einem Abschnitt entnommen, in dem der Bach einen nicht mehr genutzten und abgelassenen Fischteich durchfloss (50°43.5' Nord, 09°31.5' Ost, 300 m über NN)¹. Auf dem schlammigen Untergrund fehlte die Wasser- und Sumpflvegetation fast vollständig. Im Laufe des Jahres kam auf dem Teichgrund überwiegend *Lysimachia vulgaris* auf, daneben aber auch andere Vertreter von Röhrichten, Erlenbrüchen und feuchten Wiesen. Sie beschatteten und überwuchsen den Bachlauf vollständig.

2.2 Fulda

Die als amtliche Fuldaquelle geführte Quelle befindet sich in der Rhön auf dem Südhang der Wasserkuppe in einer Höhe von ca. 830 m über NN (50°29.5' Nord, 09°57' Ost)². Sie ist in Beton gefasst, geht aber bald in einen Quellsumpf über (vgl. NESTEROVITCH & ZWICK 2003, BREHM 1975). Die Entnahmestelle (im weiteren Verlauf mit Fd bezeichnet) befand sich ca. 100 m unterhalb des Quellaustrittes. Die dort ausgeprägte Staudenflur wurde von *Filipendula ulmaria* dominiert.

2.3 Breitenbach

Stellvertretend für die zahlreichen, ausführlichen Beschreibungen des Breitenbaches (Btb) seien hier die Arbeiten von RINGE (1974), MARXSEN (1980), KOCH (1990) und BREHM & MEIJERING (1996) genannt. Die Entnahmestelle der Larven befand sich im mittleren Abschnitt des Baches, direkt unterhalb des Quellablaufes der sogenannten Hermelinquelle (50°39.5' Nord, 9°38' Ost, 280 m über NN)³ bis zur Vereinigung mit dem Aspeggraben (vgl. COX 1990a, BREHM & MEIJERING 1996). Die Vegetation dieses Abschnittes setzte sich hauptsächlich aus *Galium palustre* und *Epilobium obscurum* zusammen. Der Untergrund bestand aus steinigem, sandigem, aber auch schlammigem Substrat.

¹ Kartengrundlage: (HESSISCHES LANDESVERMESSUNGSAMT 1998a).

² Kartengrundlage: (HESSISCHES LANDESVERMESSUNGSAMT 1998c).

³ Kartengrundlage: (HESSISCHES LANDESVERMESSUNGSAMT 1998b).

3 Futteraufbereitungen

3.1 Erlenblätter

Darreichung und die Vorbehandlung der Erlenblätter (*Alnus glutinosa*) wurden im Verlauf der Arbeit den wachsenden Anforderungen angepasst.

Labormaterial: Zu Beginn der Versuchsreihe wurde aus jedem Blatt eine konstante Fläche ($A \approx 11.15 \text{ cm}^2$) ausgestochen, wodurch die Blattfläche in den einzelnen Versuchseinheiten gleich gehalten werden konnte. Die Blatt-Chips wurden vor der Verfütterung für zwei Wochen in belüftetem Breitenbachwasser bei 12 bis 16 °C im Dunkeln inkubiert (konditioniert). Dadurch sollte eine Auswaschung löslicher Substanzen und die Besiedlung durch Mikroorganismen gewährleistet werden (z. B. KAUSHIK & HYNES 1971, BÄRLOCHER 1985, HIEBER & GESSNER 2002). Die Futterqualität wird dabei vor allem durch die Besiedlung mit Pilzen und Bakterien erhöht (z. B. BÄRLOCHER & KENDRICK 1973, ROSSI 1985, ARSUFFI & SUBERKROPP 1985). Die frisch gefallen Blätter waren im Herbst gesammelt und an der Luft getrocknet worden. Es wurden nur die weicheren Schattenblätter genutzt. Pro Versuchseinheit fand ein solcher Blatt-Chip Verwendung (Zuordnung zufällig).

Freilandmaterial: In einem späteren Versuch wurde die Größe der einzelnen Blattchips drastisch verringert und die Anzahl pro Versuchseinheit erhöht (15 Stück pro VE). Damit sollten mögliche Unterschiede im Blattmaterial sowie in der mikrobiellen Besiedlung (CHAMIER & DIXON 1982, CHAMIER et al. 1984) und damit in der Futterqualität ausgeglichen werden. Die Blätter stammten aus dem Rohrwiesenbach. (Der Rohrwiesenbach verläuft nördlich der Ortschaft Schlitz und wird in BREHM & MEIJERING 1996 ausführlich vorgestellt.) Sie wiesen visuell den gleichen Konditionierungsgrad auf (dunkel verfärbt, mit Aufwuchs überzogen, aber noch nicht sichtbar zersetzt). Nach vorsichtiger, aber gründlicher Reinigung von eventuell anhaftenden Insektenlarven wurden mittels eines Korkbohrers Blattchips mit einem Durchmesser von 1.5 cm ausgestochen ($A \approx 1.77 \text{ cm}^2$). Die Zuordnung der Blattchips zu den einzelnen Versuchseinheiten erfolgte wiederum zufällig.

3.2 Biofilm

Der Begriff Biofilm beschreibt die Gesamtheit des Aufwuchses fester Oberflächen in Gewässern (LOCK 1993, BOHLE 1995, WETZEL 2001). Er umfasst Bakterien, Pilze, Algen und eine damit assoziierte Meiofauna. Weiterhin wird hierzu auch der Feindetritus gezählt, der sich auf dem von den Mikroorganismen gebildeten Gerüst anlagert. In dieser Arbeit wird der Begriff Biofilm zur Beschreibung einer von Algen dominierten epilithischen Aufwuchsgemeinschaft verwendet.

Als Aufwuchsfläche für den Biofilm dienten im Breitenbach exponierte flache, unglasierte Tonkacheln mit einer Kantenlänge von $5 \times 5 \text{ cm}$ und einer Höhe von 0.5 cm (BECKER et al. 1997). Diese künstlichen Substrate wurden verwendet, da durch ihre einheitliche Oberflächenstruktur die Heterogenität der Aufwuchsgemeinschaft reduziert wird (LAMBERTI &

RESH 1985). In Kombination mit ihrer konstanten Oberfläche war es dadurch möglich, einen verhältnismäßig einheitlichen Futterfaktor zu gewährleisten. Zum Vergleich des Biofilms zwischen den einzelnen Kacheln wurden die Pigmentkonzentration und das aschefreie Trockengewicht bestimmt (zur Methodik und einer beispielhaften Nahrungssituation während eines Versuches siehe Abschnitt III 4.2.2, S. 28). Im Gegensatz zur Blattnahrung war es daher möglich, über alle Faktorstufen und Replikate hinweg gleichbleibende Futterbedingungen zu gewährleisten. Darüber hinaus handelt es sich bei Biofilm um eine qualitativ hochwertige Nahrungsquelle (ANDERSON & CUMMINS 1979). Nachdem in Futterwahlversuchen (Abschnitt IV 2.1, S. 53) zudem festgestellt wurde, dass *Nemurella pictetii* Biofilm gegenüber Erlenblättern bevorzugt, fand diese Nahrung in den weiterführenden Experimenten fast ausschließlich Verwendung.

Je zwölf Tonkacheln wurden auf einer Plexiglas-Platte, die mit einem Rahmen aus dünnen Leisten umfasst war, fixiert. Auf diese Weise war nur noch ihre obere, raue Seite zugänglich. Die Platten wiederum befanden sich in Plexiglas-Rinnen (Länge ca. 3 m, Breite ca. 23 cm), die über dem Wasserspiegel im Mittellauf des Breitenbaches installiert waren. Über Rohrsysteme (HT-Abfluss-Rohre, Durchmesser 7 cm), deren Öffnungen sich oberhalb der eigentlichen Anlage befanden, konnte ein kontinuierlicher Wasserfluss erreicht und die Kacheln einige Zentimeter mit Wasser überströmt werden. Diese von D. A. MENZLER und G. BECKER (unpubliziert) konstruierten Rinnen zeichneten sich dadurch aus, dass durch eine vorgeschaltete Sandfalle und einen engmaschigen Gazekorb die Sedimentation feinkörnigen Materials und die Besiedlung durch Weidegänger auf dem Biofilm weitgehend unterbunden werden konnten. Je nach Strömungsbedingungen mussten Sandfalle und Gazekorb ein- bis mehrmals wöchentlich gereinigt werden. Auf den Kacheln selbst wurden bei Bedarf mit einem handelsüblichen Flachpinsel vorsichtig anhaftendes feines Sediment oder Insektenlarven entfernt. Um mögliche Unterschiede in den Strömungs- oder Nährstoffbedingungen auszugleichen, wurde die Reihenfolge der einzelnen Platten innerhalb der Rinnen wöchentlich geändert. Die Expositionszeit variierte je nach Jahreszeit sowie Versuchsanordnung und betrug bis zu zwölf Wochen. In dieser Zeit hatte sich ein makroskopisch sehr deutlich sichtbarer Belag gebildet, der überwiegend aus Blaualgen bestand.

Vor der Nutzung wurde von jeder Kachel eventuell an der Unterseite oder an den Kanten anhaftender Biofilm vorsichtig entfernt. Die Zuordnung der Kacheln zu den einzelnen Versuchseinheiten erfolgte zufällig. Wenn nicht ausdrücklich anders erwähnt, befanden sich immer zwei von ihnen (Futterfläche: 50 cm²) in einer Versuchseinheit. In einigen Experimenten wurden die Futterkacheln täglich ausgetauscht. Der damit verbundene hohe Bedarf konnte nur gedeckt werden, indem die einzelnen Kacheln mehrfach verwendet wurden. Dazu wurden sie randomisiert wieder in der Rinnenanlage exponiert und nach ca. einer Woche erneut verwendet. Zu einer Abnahme der Biomasse während des Versuchs – gemessen über die Pigmentkonzentration und das Trockengewicht – kam es dabei nicht. Die täglich aufgenommene Futtermenge war so gering, dass es durch die anschließende einwöchige Expositionszeit sogar zu einer Zunahme des Biofilms kam.

4 Mess- und Analysemethoden

4.1 Messungen an den Larven

4.1.1 Larvenstadium

Wie bereits im Kapitel II (S. 6) erwähnt, sind die letzten fünf Larvenstadien vor der Imaginalhäutung durch die Anlage von Flügelscheiden zu unterscheiden. In Abbildung 9 sind die Ausprägungen der Flügelanlagen in den einzelnen Stadien in ihrer idealen Form dargestellt. Die Nummerierung dieser Stadien erfolgt von den älteren hin zu den jüngeren Larven. Dabei wird die letzte Larve vor der Imaginalhäutung mit La_n , die vorletzte Larve mit La_{n-1} usw. gekennzeichnet. In Fällen, in denen keine eindeutige Zuordnung zu einem dieser fünf Stadien möglich schien, wurden entsprechend gekennzeichnete Zwischenstufen eingeschoben. Beispielsweise steht die Abkürzung $La_{n-1.5}$ für Tiere, die nicht eindeutig dem vorletzten oder drittletzten Larvenstadium zugeordnet werden konnten.

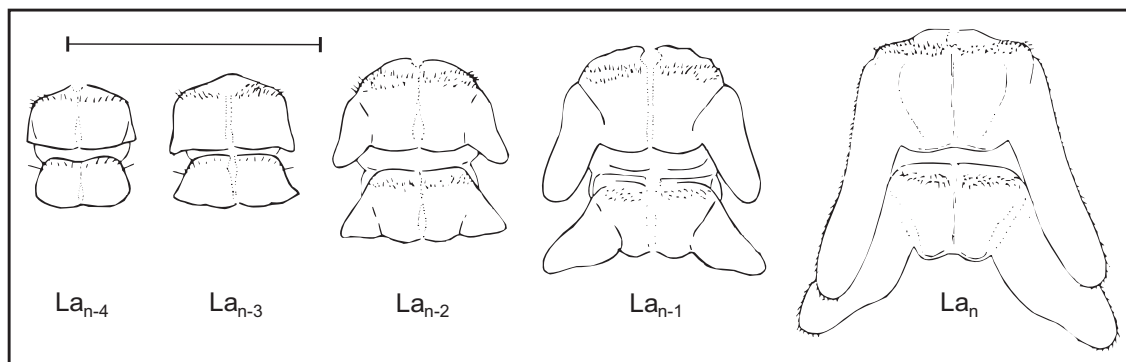


Abbildung 9: Entwicklung der Flügelanlagen in den letzten fünf Larvenstadien bei *Nemurella pictetii*; Maßstabsangabe: 2 mm (nach P. ZWICK, unveröffentlicht).

4.1.2 Dauer eines Larvenstadiums

Für die Analyse der Dauer eines Larvenstadiums war eine genaue Stadienzuordnung notwendig. Deshalb kamen dafür nur die im vorigen Abschnitt genannten fünf letzten Larvenstadien in Betracht. Die Hälterung der Tiere erfolgte einzeln und es fanden tägliche Kontrollen möglicher Häutungen statt. Nachdem sich die Larven nach Versuchsbeginn einmal gehäutet hatten, konnte die Länge der nun folgenden Larvenstadien protokolliert werden.

4.1.3 Häutungsverhältnis

Das Häutungsverhältnis (HV) gibt die mittlere Anzahl von Häutungen pro Larve und Woche an. Es wurde berechnet als Quotient aus der Gesamtzahl der Häutungen pro Versuchseinheit und der Summe der Anzahl der Larven während der wöchentlichen Kontrollen und fand in einem Experiment zur Charakterisierung der Entwicklungsgeschwindigkeit Verwendung. Ein Beispiel soll die Berechnung verdeutlichen. Während des Versuchs, der sich über fünf Wochen erstreckte, fanden 17 Häutungen in einer Versuchs-

einheit statt. Pro Versuchseinheit wurden fünf Larven gehältert. In der zweiten Woche kam es zum Tod einer Larve. Das Häutungsverhältnis ergab sich deshalb folgendermaßen:

$$HV = \frac{17}{(5 + 4 + 4 + 4 + 4)} = 0.81$$

Trotz des Larvenausfalls während des Versuchs war damit die Vergleichbarkeit zwischen den Replikaten gewährleistet.

4.1.4 Geschlecht

Ähnlich der Differenzierung der Flügelscheiden beginnt auch die Ausbildung äußerer Geschlechtsmerkmale in den letzten Larvenstadien. Sie zeigt sich besonders auffällig bei den männlichen Tieren. Bei ihnen findet eine schrittweise Verlängerung der Paraprocte statt. Eine Darstellung der Entwicklung in den letzten drei Larvenstadien findet sich bei ZWICK (1991). Nach eigenen Beobachtungen können auch Larven der Stadien La_{n-3} und La_{n-4} den Geschlechtern zugeordnet werden. Die beginnende Differenzierung männlicher Larven ist in diesen beiden Stadien durch den spitzen Zulauf der Paraprocte am distalen Ende erkennbar.

4.1.5 Kopfkapselbreite

Die Kopfkapselbreite (KKB), gemessen als Abstand zwischen den Augen-Außenseiten, hat gegenüber anderen Größenmaßen den großen Vorteil, dass der mögliche Messfehler auf ein Minimum beschränkt bleibt. Bei der Vermessung der Kopfkapselbreite wird zum einen der Umstand genutzt, dass sich die großen, runden Komplexaugen seitlich am Kopf befinden und zum anderen, dass die Kopfkapsel sklerotisiert und deshalb hart und nicht dehnbar ist. Im Gegensatz dazu birgt die Vermessung der Gesamtlänge der Insekten einen größeren Fehler. Durch das Vorhandensein elastischer Membranstreifen zwischen den Abdominalsegmenten können die Tiere aktiv (beispielsweise bei Gefahr) ihr Abdomen krümmen oder einziehen. Die Kopfkapselbreite verändert sich dem gegenüber nur bei den einzelnen Häutungen (ZWICK 1982).

Die Aufnahme der Kopfkapselbreite erfolgte an totem und lebendem Material. Die Vermessung lebender Tiere bot den Vorteil, Startgrößen und damit individuelle Zuwächse der einzelnen Larven zu erhalten oder das Wachstum während des Versuchs verfolgen zu können. Die Larven wurden dafür in einem den Versuchstemperaturen entsprechenden Wasserbad mit Kohlendioxid narkotisiert (Methodik nach P. ZWICK). Diesem Zweck diente ein Wassersprudler (AquaBar), so dass Wasser aus der Versuchsanlage zur Anreicherung mit CO_2 genutzt werden konnte. Die Tiere erwachten nach der Überführung in die Versuchsanlagen rasch wieder. Eine Beeinflussung in ihrem Verhalten und ihrer Entwicklung konnte nicht festgestellt werden. Am Versuchsende oder für separate Start-Stichproben wurden die Larven einzeln in Reaktionsgefäße mit einem Inhalt von 1.5 ml überführt und bei - 20 °C bis zur weiteren Verwendung gelagert. Zur Vermessung und – wenn möglich – der Bestimmung des Larvenstadiums und des Geschlechtes, wurden sie für kurze Zeit aufgetaut.

Für die Vermessung der Kopfkapselbreite kamen zwei Apparaturen zum Einsatz. Anfangs wurde mit einem Digitalisiertablett, später mit digitalen Aufnahmen und anschließender Auswertung am PC gearbeitet.

Digitalisiertablett

Die Messungen erfolgten mit Hilfe des Stereomikroskops M5 (Wild) mit Zeichentubus und des Digitalisiertabletts Numonics 2200 (Numonics). Über eine im Mauscursor des Digitalisiertabletts vorhandene Leuchtdiode, die über den Zeichenspiegel in den rechten Strahlengang des Stereomikroskops eingespiegelt wurde, konnte die Kopfkapselbreite der Tiere abgefahren werden. Durch Klicken der Cursortaste an den Außenkanten der Kopfkapsel wurde ihre Länge registriert. Die Steuerung des Digitalisiertabletts erfolgte über einen angeschlossenen PC mit Hilfe eines Kurvenmessprogramms (Original H.-J. KRAMBECK, verändert von P. NEUMANN und M. OBACH). Eine Eichung erfolgte für jede Vergrößerung mit einem Objektmikrometer der Firma Leica (ausführliche Darstellungen in NEUMANN 1989, REIDELBACH 1994, WERNEKE 1997). Umfangreiche Aussagen über mögliche Messfehler und ihre Größenordnung macht REIDELBACH (1994, siehe auch Abschnitt 'Vergleich der beiden Messmethoden hinsichtlich ihrer Messfehler'). Für die weiteren Berechnungen wurde der Mittelwert aus fünf Messungen genutzt.

PC-Kamera

Bei dieser Messmethode wurde das Stereomikroskop MZ 6 (Leica Microsystems) mit Zeichentubus verwendet. Auf diesem befand sich eine an einen Computer angeschlossene PC-Kamera (ToUcam PRO, Philips). Die Kamera ermöglichte Aufnahmen mit einer Auflösung von 640×480 Bildpunkten.

Das Erstellen digitaler Fotos der Kopfkapsel bot den Vorteil, dass die Bilder archiviert und später mit einem von M. OBACH entwickelten Mess-Programm am PC ausgewertet werden konnten. Mit dessen Hilfe konnten alle Dateien im jpeg-Format innerhalb eines Verzeichnisses genutzt werden. Ein Mauszeiger-Fadenkreuz ermöglichte die Erfassung des Augenabstandes, indem die Außenkanten angeklickt wurden. Zunächst war es jedoch nötig, eine Kalibrierungsdatei, auf der eine genormte Strecke abgebildet war, zu laden, eine Kalibrierungseinheit festzulegen und die dargestellte Strecke zu vermessen. Die dafür notwendige Aufnahme wurde von einem Objektmikrometer der Firma Leica gemacht. Im Anschluss konnten für alle weiteren Fotos des Verzeichnisses beliebig viele Messungen vorgenommen werden. Die Ergebnisse wurden protokolliert und automatisch als Textdatei im jeweiligen Arbeitsverzeichnis gespeichert.

Eventuell auftretenden Messfehlern durch Veränderung der Fokusebene (z. B. beim Messen unterschiedlich großer Tiere oder durch unterschiedliche Lage der Tiere in den Mess-Schalen) wurde nachgegangen. Dazu wurden die Abweichungen genormter Strecken bei zwölf unterschiedlichen Höhen und einem Gesamt-Höhenunterschied von knapp 8 mm analysiert. Es war keine Tendenz hinsichtlich einer Verzerrung der Ergebnisse erkennbar. Die maximale Streubreite betrug 0.3 %. Hinsichtlich des allgemeinen Messfehlers sei auf die Ausführungen im nächsten Abschnitt verwiesen. Für die weiteren Berechnungen war es ausreichend, den Mittelwert aus drei Messungen zu verwenden (siehe Tabelle 6, b).

Vergleich der beiden Messmethoden hinsichtlich ihrer Messfehler

Die zwei vorgestellten Methoden zur Messung der Kopfkapselbreite wurden hinsichtlich ihrer Messfehler und Vergleichbarkeit gegenübergestellt. Verwendung fanden dafür Dauerpräparate zweier Plecopteren-Larven (*Nemoura*, *Leuctra*), deren Kopfkapselbreiten in einem Bereich von ca. 0.45 bis 1.0 mm lagen. An jedem Präparat wurden je fünf Messungen vorgenommen und daraus die Streubreiten errechnet, die in Tabelle 6 (a) als prozentuale Abweichungen angegeben sind.

Die Werte für das Digitalisiertablett stimmten mit den Angaben von REIDELBACH (1994) für diese Apparatur überein. Ähnliche Messfehler ergaben sich auch für die PC-Kamera. Vergleicht man beide Methoden, so zeigten sich im Mittel Abweichungen von rund einem Prozent (Tabelle 6, c).

Tabelle 6: Vergleich der Messfehler der beiden Methoden zur Messung der Kopfkapselbreite. Aufgeführt sind (a) die mittlere prozentuale Streubreite von je fünf Messungen an einer Larve, (b) die mittlere prozentuale Abweichung der Mittelwerte bei der Verwendung von drei im Vergleich zu fünf Messwerten (Mittelwert der fünf Messwerte wurde gleich 100 % gesetzt) und (c) die mittlere Abweichung der beiden Messmethoden untereinander (bei je fünf Messungen), n = 61.

	Grafiktablett	PC-Kamera	(c) Vergleich der zwei Messmethoden untereinander
(a)	0.54	0.57	1.01
(b)	0.09	0.06	

Es kann davon ausgegangen werden, dass sich die einzelnen Messfehler-Arten nicht addieren, sondern sich zufallsbedingt gegenseitig aufheben (vgl. REIDELBACH 1994). Der Gesamt-Messfehler dürfte dementsprechend sehr gering ausfallen.

4.1.6 Kopfkapselbreite-Zuwachs

Der Kopfkapselbreite-Zuwachs (KKB-Zuwachs) beschreibt den individuellen Zuwachs jeder einzelnen Larve. Dazu fanden sowohl Vermessungen der Kopfkapseln am Versuchsbeginn als auch am Versuchsende jeder einzeln gehälterten Larve statt. Die Variable Kopfkapselbreite-Zuwachs fand Verwendung, um die exakte Zunahme der Kopfkapselbreite zwischen dem drittletzten und letzten Larvenstadium bei unterschiedlichen Versuchsbedingungen zu analysieren.

4.1.7 Maximale Kopfkapselbreite-Differenz

Die maximale Kopfkapselbreite-Differenz entspricht der maximalen Differenz der Kopfkapselbreiten von der kleinsten zur größten Larve pro Versuchseinheit (Spannweite). Diese Variable wurde zur Beschreibung intraspezifischer Konkurrenzbedingungen in einem Experiment verwendet.

4.1.8 Larven-Trockengewicht

Das Gewicht der Larven wurde als Trockengewicht bestimmt. Die Trocknung erfolgte nach der Sublimationsmethode in den ersten Experimenten mit der Gefriertrocknungsanlage Lyovac GT2 (Leybold), später mit einer ALPHA 1-4 (Christ). Dazu wurden die Reaktionsgefäße (siehe S. 24) in speziellen Ständern auf den Stellflächen positioniert und in der Trockenkammer ein sehr geringer Druck (0.470 mbar) angelegt. Bei dieser schonenden Trocknungsart geht das Wasser der Proben direkt vom festen in den gasförmigen Zustand über. Der entstehende Wasserdampf wandert in den Kondensatorraum und schlägt sich dort als Eis nieder. Zum Angleichen an die Raumtemperatur wurde das Material nach der Trocknung für zwei Stunden in einen Exsikkator überführt und danach mit der Ultramikrowaage 4504 MP 8 (Sartorius) gewogen. Die Tiere wurden hierfür aus den Reaktionsgefäßen entnommen und in vorgewogene Töpfchen aus handelsüblicher Aluminiumfolie überführt.

Die Trocknungsdauer betrug 24 Stunden. Auch bei einer erneuten Trocknung mit anschließender Wägung verringerte sich das Gewicht im Mittel nur um 0.85 % (Min: -1.53 %, Max: 0.31 %, n = 10). Diese geringen Unterschiede sind vernachlässigbar klein und können auch durch abgebrochene Borsten oder Fühlerglieder bzw. – im Fall der Zunahme des Gewichtes – durch eingefallene Staubpartikel nach der ersten Wägung bedingt sein.

4.1.9 Überlebensrate

Um Aussagen über die Mortalität der Larven während des Versuchs machen zu können, wurde die Überlebensrate am Versuchsende (ÜLR) berechnet. Sie wird in Prozent der zu Versuchsbeginn vorhandenen Larvenzahl angegeben und setzt sich aus dem Mittelwert der Überlebensraten der einzelnen Versuchseinheiten zusammen.

4.1.10 Kotgewicht

Die Beeinflussung der Entwicklungsgeschwindigkeit wurde in zwei Experimenten indirekt über die Nahrungsaufnahme bzw. die abgegebene Kotmenge bestimmt. Dabei gingen die Untersuchungen von der Überlegung aus, dass die Entwicklungsgeschwindigkeit umso größer sein kann, je höher die Menge an aufgenommener Nahrung in einer bestimmten Zeit ist. Die Menge an aufgenommener Nahrung ist indirekt über die abgegebene Kotmenge messbar.

Alle Wägungen fanden mit der Ultramikrowaage 4504 MP 8 (Sartorius) statt. Der sich bis zum Ende des Experimentes am Boden der Becher-Versuchseinheiten (siehe Abschnitt III 1.3.2) ansammelnde Kot konnte mit Hilfe einer Hand-Vakuumpumpe (Mityvac II, Nalgene) auf vorgeglühte (510 °C, 2 h) und gewogene Glasfaser-Mikrofilter (GF/C, Durchmesser 25 mm, Whatman) aufgebracht werden. Diese Filter kamen in vorgeglühte Aluminiumtöpfchen (510 °C, 2 h), deren Gewichte ebenfalls schon ermittelt worden waren. Nach der Trocknung des Materials für 72 h bei 105 °C (Trockenschrank T 6060, Heraeus) sowie nach Abkühlung für drei Stunden in einem Exsikkator wurden die Aluminiumtöpfchen mit den Glasfaserfiltern gewogen und daraus die Kotmengen berechnet.

4.2 Analyse des Futters

Während der Experimente wurde nur Futter verwendet, das im Vorfeld der Versuche den gleichen Bedingungen ausgesetzt war. Die Unterschiede zwischen den Versuchseinheiten konnten so minimiert werden. Die Aufnahme von Parametern des Futters diente lediglich der Kontrolle. Nicht die absolute Höhe bestimmter Parameter (z. B. Trockengewicht) war entscheidend, sondern eine möglichst geringe Streuung zwischen den einzelnen Futtereinheiten. Eine Übersicht der für die Futteranalyse verwendeten Geräte findet sich in Tabelle 7 (S. 30).

4.2.1 Erlenblätter

Von den Erlenblättern konnte im Rahmen dieser Arbeit lediglich das Trockengewicht und das aschefreie Trockengewicht bestimmt und keine Untersuchung zur mikrobiellen Besiedlung (Hyphomyceten, Bakterien) durchgeführt werden. Zur Gewichtsbestimmung wurden jeweils 15 zufällig entnommene Blattchips ($A \approx 1.77 \text{ cm}^2$) in Aluminiumtöpfchen bei 105°C für drei Tage im Trockenschrank getrocknet (CALLIES 1996). Nach Abkühlung im Exsikkator (3 h) auf Raumtemperatur konnte das Trockengewicht mit der Analysenwaage bestimmt werden. Das aschefreie Trockengewicht wurde errechnet, indem die Blattchips bei 510°C acht Stunden im Muffelofen geglüht und nach Abkühlung (3 h im Exsikkator) das Aschegewicht bestimmt worden war. Das aschefreie Trockengewicht ergab sich dann aus der Differenz von Trockengewicht und Aschegewicht. Die Streuungen der Blattgewichte einer Fütterung sind in Abbildung 10 beispielhaft dargestellt.

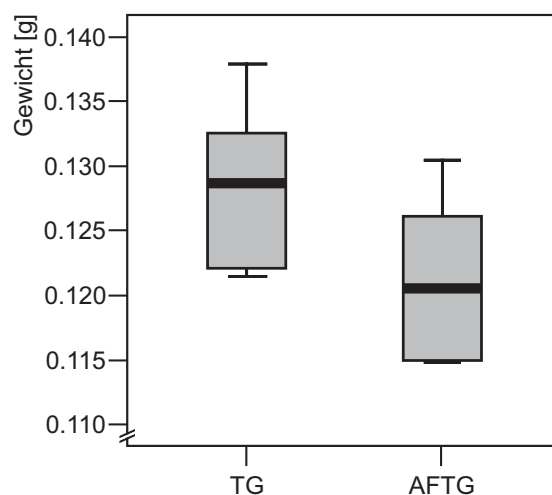


Abbildung 10: Trockengewicht und aschefreies Trockengewicht der Erlenblattchips. Beispielhafte Nahrungssituation (15 Blattchips je Replik mit einer Gesamtfläche von ca. 26.5 cm^2 , $n = 5$).

4.2.2 Biofilm

Die Analyse des Biofilms erfolgte über die Bestimmung der Pigmentkonzentrationen von Chlorophyll a bzw. Phaeopigmenten und der organischen Substanz (aschefreies Trockengewicht). Über die Pigmentkonzentrationen konnte die Algenbiomasse (= Periphyton, mengenmäßiges Vorkommen und potentielle Stoffwechselleistung [DEV 1986]) und über

das aschefreie Trockengewicht die Gesamtmasse des Biofilms mit dem anhaftenden Detritus abgeschätzt werden. Das Periphyton setzte sich hauptsächlich aus fadenförmigen und coccalen Blaualgen zusammen, Diatomeen waren in geringerer Häufigkeit vorhanden.

Für die Entfernung des Aufwuchses von den Kacheln wurde das Ultraschallgerät Piezon Master 400 (EMS) verwendet. Das Verfahren beruht darauf, dass durch Schaben einer in hochfrequente Schwingung versetzten Metallspitze Beläge von hartem Material entfernt werden können. Diese Technik stammt ursprünglich aus der Zahnmedizin und wurde erstmals von GALE (1975) für die Entfernung des Aufwuchses von Steinoberflächen beschrieben. WERNEKE (1997, dort findet sich eine Abbildung des benutzten Gerätes und eine ausführliche Beschreibung) optimierte diese Technik für die Feldarbeit. Die erweiterte Anwendung für die Analyse von auf Tonkacheln aufgewachsenem Biofilm beschrieben BECKER et al. (1997). Die Autoren verglichen in ihrer Untersuchung das „Abbürsten“ mit Hilfe einer Zahnbürste und den Einsatz des oben genannten Ultraschallgerätes auf ihre Effizienz. Sie konnten dabei feststellen, dass besonders auf rauen Oberflächen die Methode der Ultraschallbehandlung dem Abbürsten deutlich überlegen ist.

Die Vorgehensweise richtete sich nach den Angaben von NUSCH (1980) und NEUMANN (1995) und soll im Folgenden nur kurz dargestellt werden. Die Kacheln wurden in einen PVC-Behälter überführt (innere Abmessungen: $5.3 \times 5.3 \times 3.9$ cm) und dünn mit 90 %igem Ethanol überschichtet. Ethanol kam wegen seiner guten Eigenschaften hinsichtlich der Extraktionseffizienz und der Fähigkeit zur einfachen Ansäuerung zum Einsatz (NUSCH 1980, MARKER et al. 1980). In dem Behälter erfolgte das Schaben mit der Metallspitze. Die gewonnene Suspension wurde in ein Zentrifugenglas (15 ml) überführt und die Prozedur so lange wiederholt, bis kein Belag mehr vorhanden war. Nach gründlichem Spülen des PVC-Behälters und der Kachel mit Ethanol ergab sich durchschnittlich ein Gesamtvolumen von 13 bis 14 ml. Das Zentrifugenglas wurde anschließend mit Parafilm verschlossen und abgedunkelt für 14 bis 24 h bei 4 °C gelagert, um die Extraktion zu ermöglichen.

Bestimmung der Pigmentkonzentrationen

Die Suspension wurde nach kräftigem Mischen zehn Minuten lang bei 4000 Upm zentrifugiert. Von dem nun erhaltenen Überstand konnte die Absorption bei 665 nm und 750 nm mit einem Spektralphotometer gemessen werden. Die Absorptionsmessung bei 750 nm diente dazu, mögliche Verfälschungen der eigentlich wichtigen Messung bei 665 nm (bei dieser Wellenlänge absorbieren die Pigmente) durch Trübung des Extraktes festzustellen (NUSCH 1980). Bei der Bestimmung der Konzentrationen (s. u.) wurden die Werte verrechnet. Im Anschluss an die ersten beiden Messungen wurde der Überstand angesäuert (10 µl 0.6 M Salzsäure) und die Absorptionsmessungen nach etwa acht Minuten wiederholt. Die Ansäuerung lässt das Chlorophyll in Phaeopigmente zerfallen. Anschließend kann auf den ursprünglichen Chlorophyllgehalt rückgeschlossen werden (DEV 1986). Die verwendeten Formeln für die Berechnung der Chlorophyll a (CHL_A) und Phaeopigmentgehalte (PHAEO) ergeben sich nach den in NUSCH (1980) und DEV (1986) aufgeführten Formeln. Die Ergebnisse werden in $\mu\text{g cm}^{-2}$ angegeben.

$$\text{CHL_A} = 29.6 \times [(\text{Ab_v}_{665} - \text{Ab_v}_{750}) - (\text{Ab_n}_{665} - \text{Ab_n}_{750})] \times V / (A \times K)$$

$$\text{PHAEO} = 20.8 \times [(\text{Ab_n}_{665} - \text{Ab_n}_{750})] \times V / (A \times K) - \text{CHL_A}$$

Ab_v = Absorption des Extraktes vor Ansäuerung (tiefgestellte Zahlen geben die Wellenlänge der Absorptionsmessung in mm an)

Ab_n = Absorption des Extraktes nach Ansäuerung

V = Volumen des Extraktes [ml]

A = Probenfläche [cm²]

K = Schichtdicke der Küvette [cm], hier 1 cm

Bestimmung der organischen Substanz

Die organische Substanz wurde als Trockengewicht und aschefreies Trockengewicht bestimmt. Verwendung fanden die Proben, die schon bei der Bestimmung der Pigmentkonzentrationen genutzt wurden. Die zur Absorptionsmessung benutzten Volumina wurden in die jeweiligen Zentrifugengläser (sie waren zuvor bei 510 °C für 8 h vorgeglüht und gewogen worden) zurückgefüllt und mit Hilfe einer Vakuum-Konzentrationszentrifuge eingedampft. Nach anschließendem Trocknen für 48 Stunden bei 105 °C im Trockenschrank und Abkühlung für drei Stunden im Exsikkator auf Raumtemperatur konnte das Trockengewicht mit einer Analysenwaage bestimmt werden. Das Aschegewicht ergab sich nach dem Muffeln für acht Stunden bei 510 °C. Vor der Wägung wurde das Material ebenfalls noch einmal für 48 Stunden bei 105 °C getrocknet und für drei Stunden in einem Exsikkator abgekühlt (WERNEKE 1997). Die Differenz aus Trockengewicht und Aschegewicht führte zum aschefreien Trockengewicht.

Tabelle 7: Übersicht über die bei den Futter-Analysen verwendeten Geräte.

Gerät	Hersteller	Typ
Zentrifuge	Rotanta	AP
Spektralphotometer	Bio-Tek instruments	Uvikon XL
Vakuum-Konzentrationszentrifuge	Savant	Speedvac SC 200 (mit Kühlfalle)
Trockenschrank	Heraeus	T 6060
Muffelofen	Heraeus	K 1252
Analysenwaage	Mettler Toledo	AT 261 DeltaRange
Ultramikrowaage	Sartorius	4504 MP 8

Vergleich einzelner Aufwuchsflächen

Im folgenden wird exemplarisch das Nahrungsangebot für die Larven beschrieben. In der Literatur finden sich keine Angaben über die Streuung des Aufwuchses künstlicher Substrate unter Ausschluss von Weidegängern. Lediglich LAMBERTI & RESH (1985) geben einen Vergleich zwischen dem Aufwuchs von Kacheln, sterilisierten Steinen und natürlichen Steinen ohne Ausschluss von Weidegängern. Sie betonen die hohe Präzision, im Sinne geringerer Varianz, von unglasierten Tonkacheln. Nähere Angaben fehlen leider.

Zur Abschätzung der Streuung der verwendeten Aufwuchsflächen wurden 18 Kacheln der gleichen Expositionsdauer zufällig aus der Rinnenanlage ausgewählt. Die Ergebnisse sind in Abbildung 11 dargestellt. Sie sind charakterisiert durch sehr hohe Chlorophyllwerte, verbunden mit relativ niedrigen aschefreien Trockengewichten.

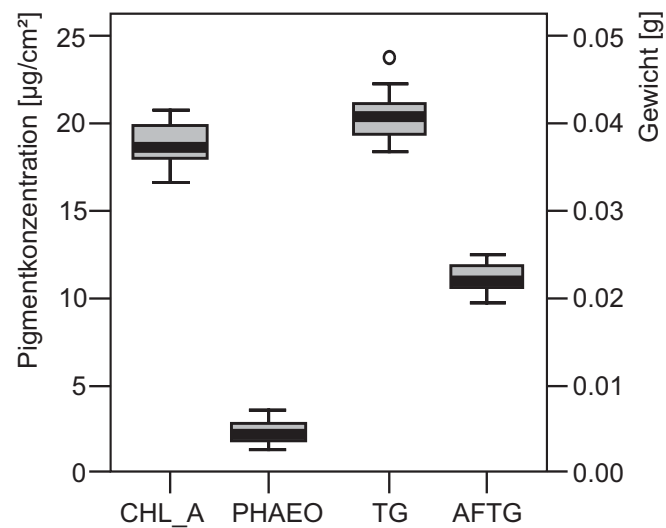


Abbildung 11: Pigmentkonzentrationen und Trockengewichte des Biofilms. Beispiellhafte Nahrungssituation ($A = 25 \text{ cm}^2$, $n = 18$, Expositionszeit von Mitte September bis Mitte Dezember 2003).

5 Versuchsdesign und Datenanalyse

Das Versuchsdesign und die verwendeten statistischen Verfahren werden – analog dem Abschnitt über den Versuchsaufbau – direkt in den entsprechenden Material und Methoden-Abschnitten der einzelnen Experimente beschrieben. Im Folgenden sollen deshalb nur einige grundsätzliche Dinge besprochen werden.

Bei der Versuchsplanung musste ein Kompromiss zwischen dem für die statistische Auswertung wünschenswerten Aufbau (z. B. möglichst große Anzahl von Replikaten und Faktorstufen) und dem aus den Einschränkungen des biologischen Materials (z. B. verfügbare Anzahl von Larven einer bestimmten Größenklasse), dem für die Experimente zur Verfügung stehenden Raumangebot und nicht zuletzt dem erforderlichen Arbeitsaufwand gefunden werden.

Eine weitere Schwierigkeit ergab sich in der Umsetzung des für die statistische Auswertung vorteilhaften balancierten Versuchsaufbaus. Bei diesem ist die Anzahl der Wiederholungen pro Treatment gleich (symmetrischer Aufbau). Er war trotz sorgfältiger Planung nicht immer zu realisieren, da es während des Versuchs z. B. zu Ausfällen (Todesfällen) innerhalb einzelner Faktorstufenkombinationen kommen konnte. Darüber hinaus wäre es wünschenswert gewesen, alle Versuche mit dem gleichen Ausgangsmaterial (gleiche Larvenstadien, gleiches Geschlecht, gleicher Fundort) durchzuführen. Dies war aber in einer angemessenen Zeit nicht realisierbar.

Das Problem, ein möglichst aussagekräftiges Versuchsdesign zu gewährleisten, besteht nicht nur in der limnologischen Forschung, sondern ist in der Ökologie weit verbreitet (siehe z. B. DAY & QUINN 1989, die sich speziell mit den hierbei auftretenden Problemen, wie einer geringen Stichprobengröße oder großen Varianzen beschäftigen).

Besonderer Wert wurde auf die zufällige Zuordnung der Tiere auf die einzelnen Faktorstufen gelegt (Randomisieren). Dabei erwies es sich als nicht ausreichend, die einzelnen Larven zufällig aus einer Gruppe auszuwählen. Nur über die Zuordnung mit Hilfe von Zufallszahlen konnte gewährleistet werden, dass bei den verwendeten Größenklassen keine Unterschiede zwischen den jeweiligen Behandlungen auftraten (eigene Erfahrungen, bei Beteiligung mehrerer Personen siehe das Beispiel in WINNE 1968). Auch während des Versuchs wurde darauf geachtet, dass die einzelnen Replikate einer Faktorstufe häufig örtlich (z. B. innerhalb einer lichtdichten Einheit) umverteilt wurden. In gleicher Weise erfolgte die Zuordnung des Futters. Darüber hinaus beugte der tägliche Austausch des Futters oder die Verwendung vieler Blattchips (siehe III 3.1, S. 21) in einer Versuchseinheit möglichen Unterschieden in der Futterqualität vor.

Für die statistische Auswertung der Versuche stand das Programmpaket SPSS 12.0.1 für Windows zur Verfügung. Die Wahl geeigneter Prüfverfahren erfolgte mit Hilfe verschiedener Literatur (z. B. BORTZ 1999, BORTZ et al. 2000, KÖHLER et al. 1996, SOKAL & ROHLF 1995). Wann immer die Voraussetzungen erfüllt waren, fanden parametrische Verfahren in Anbetracht ihrer höheren Teststärke Verwendung (BORTZ et al. 2000).

Die Voraussetzungen für die Durchführung von parametrischen Tests wurden mit dem KOLMOGOROV-SMIRNOV-Test auf Normalverteilung, dem LEVENE-Test auf Homogenität der Varianzen oder optisch über Normalverteilungs- bzw. Zentralwertdiagramme überprüft. Dabei konnte sich die Überprüfung gerade bei kleineren Stichproben mitunter schwierig gestalten. Viele parametrische Verfahren, darunter auch die verwendeten Verfahren des t-Tests und der Varianzanalyse, erweisen sich jedoch gegenüber der Verletzung einer von mehreren Voraussetzungen als relativ robust (BORTZ et al. 2000). In zwei Fällen zeigten die Rohdaten keine homogenen Varianzen. Hier mussten durch Transformation der Daten die Varianzen angeglichen werden. Eine zusätzliche Einschränkung für die Verwendung von parametrischen Varianzanalysen besteht darin, dass die Replikate auch innerhalb einer Behandlung voneinander unabhängig sein müssen. Auf diese wichtige Forderung weist HURLBERT (1984) unter dem Begriff der Pseudoreplikation hin. In einigen Versuchen befanden sich mehrere Tiere in einer Versuchseinheit. In diesen Fällen wurden die Daten auf der Ebene der Versuchseinheiten aggregiert und die Berechnungen auf Basis der Mittelwerte durchgeführt.

In den Ergebnis-Abschnitten der Experimente sind Tabellen mit den für die statistische Auswertung wichtigen Kenngrößen (Stichprobengröße, arithmetischer Mittelwert, Standardabweichung) und Ergebnistabellen der statistischen Analysen eingefügt. Die verwendeten Abkürzungen werden auf Seite 127 erläutert. Für den Begriff der „Faktorstufenkombination“ wird die englische Entsprechung „Treatment“ gebraucht, da sie sich heute auch in der deutschsprachigen Literatur durchgesetzt hat. Wurden nur zwei Treatments in einem Experiment verwendet, wird synonym auch von Faktorstufen gesprochen. Die Ergebnisse werden meist in Form von Boxplots dargestellt. Sie bieten einen guten Überblick über die Verteilung ausgewählter Lage- und Streuungsmaße einer Stichprobe (nähere Angaben zu den dargestellten Maßen finden sich auf Seite 128). Ihr besonderer Vorteil liegt vor allem in der Möglichkeit, mehrere Stichproben direkt miteinander vergleichen zu können (MCGILL et al. 1978, BROSIUS 1998).

IV Experimente

In diesem Teil der Arbeit werden die Experimente, geordnet nach den betrachteten Umweltfaktoren, vorgestellt. Diese Gliederung gewährleistet eine bessere Übersichtlichkeit und Vergleichbarkeit der Versuche. Die unterschiedlichen Fragestellungen und Herangehensweisen erforderten teilweise Änderungen der prinzipiellen Versuchsaufbauten (siehe Abschnitt III 1 ab S. 15). Oft ergaben sich auch aus gewonnenen Ergebnissen durchgeführter Experimente neue Problemstellungen, so dass sich weiterführende Versuche anschlossen oder der Versuchsaufbau den neuen Erkenntnissen angepasst wurde. Diese speziellen Anpassungen werden im Folgenden direkt in den entsprechenden Abschnitten erwähnt.

Zunächst werden die abiotischen Faktoren Photoperiodik und Temperatur und anschließend die biotischen Faktoren Nahrung und intraspezifische Konkurrenz in ihrer Wirkung auf verschiedene Aktivitäten und Leistungen und letztlich auf Wachstum und Entwicklung von *Nemurella pictetii* untersucht.

1 Photoperiodik und Temperatur

Die Photoperiodik, d. h. die Länge der täglichen Tag- bzw. Nachtzyklen (BECK 1980), ist ein Umweltfaktor, der in fast allen Lebensräumen auf der Erde zur Verfügung steht. Die Organismen haben sich diesem diurnalen Wechsel in ihrem Verhalten angepasst. Sie zeigen – mehr oder weniger stark ausgeprägt – spezifische Aktivitäts- und Fraßzeiten. Da die Dauer der Fraßaktivität wiederum die Menge der aufgenommenen Nahrung bestimmt, sollte sich dies in einem Anstieg der nutzbaren Energie und der zur Verfügung stehenden Bausteine für den Aufbau körpereigener Stoffe bemerkbar machen. In juvenilen Stadien könnte dieser Energie- und Stoffgewinn in eine schnellere Entwicklung investiert werden.

Eigene Beobachtungen an *Nemurella pictetii* belegen, dass die Tiere tagaktiv sind und auch während dieser Zeit fressen. Über ihre Aktivität während der Nachtstunden können bisher keine Aussagen gemacht werden. Denkbar sind deshalb zwei Verhaltensweisen. Die Tiere könnten sich indifferent bezüglich der Tageslänge verhalten oder eine mehr oder weniger ausgeprägte Tagaktivität aufweisen. Unterschiedliche Aktivitätszeiten müssten sich in letzterem Fall bei verschiedenen Tageslängen auch in unterschiedlich langen Fraßzeiten manifestieren. Im ersten Experiment dieses Kapitels sollten mögliche Unterschiede in der Fraß- bzw. Aktivitätszeit von *N. pictetii* unter Lang- und Kurztagbedingungen geprüft werden.

Die Photoperiodik ist aber nicht nur ein täglich, sondern auch ein jahreszeitlich variierender Umweltfaktor. Anders als beispielsweise die Temperatur ist die Tageslänge in ihrer jahreszeitlichen Abfolge sehr präzise vorhersagbar, was sie zu einem prädestinierten Faktor für mögliche prospektive Anpassungsmechanismen innerhalb der Insekten macht (BECK 1980, TAUBER et al. 1986, MÜLLER 1992, DANKS 1994). Abhängig vom geografischen Breitengrad bietet die Photoperiodik den Organismen ein Maß der für das Wachstum und

die Entwicklung noch verbleibende Zeit bis zum Beginn ungünstiger Jahreszeiten. Die Photoperiodik wird als vorhersagbarer Zeitgeber genutzt. Mit ihrer Hilfe ist eine Anpassung an saisonale Lebensbedingungen, beispielsweise durch eine verkürzte Entwicklungsdauer, möglich.

Eine Verkürzung der Entwicklungsdauer kann entweder durch eine Reduzierung der Imaginalgröße (die von einem Individuum erreichte Imaginalgröße zeichnet sich schon in den letzten Larvenstadien ab) und/oder durch eine Erhöhung der larvalen Entwicklungsgeschwindigkeit bewältigt werden (ABRAMS et al. 1996). Nach diesen Autoren ist es von den Kosten der jeweiligen Strategie abhängig, was angepasst wird. Einen Überblick über die Reaktionen auf unterschiedliche Tageslängen in den verschiedenen Lebensabschnitten (z. B. Embryo, bestimmtes Larvenstadium) bei Insekten geben DANKS (1987) und MÜLLER (1992).

Aus der Gruppe der Plecopteren sind durch die Photoperiodik ausgelösten Änderungen der Lebenszyklen noch nicht experimentell untersucht worden. NESTEROVITCH & ZWICK (2003) vermuten aufgrund ihrer Daten von Benthos-Aufsammlungen jedoch, dass bei *Nemurella pictetii* eine Abhängigkeit der Wachstumsrate von der Tageslänge vorliegen könnte. Da es – zumindest in Mitteleuropa – Teilen einer Populationen gelingt, noch im Jahr ihres Schlupfes zu emergieren (siehe auch S. 3), weisen diese Tiere gegenüber dem Rest der Population verkürzte Entwicklungszeiten auf. Nimmt man an, dass diese verkürzten Entwicklungszeiten durch „Zeitstress“ – bedingt durch das Voraussehen entwicklungsfeindlicher Witterungsbedingungen – hervorgerufen werden, ergibt sich folgende Hypothese. Sich in älteren Larvenstadien befindende Tiere beschleunigen unter Tageslängen, die ein Ende günstiger Entwicklungsbedingungen signalisieren, ihre Entwicklung. Um diese Vermutung zu überprüfen, wurden drei Experimente durchgeführt, die in den Abschnitten IV 1.2 bis IV 1.4 vorgestellt werden.

Die Körpertemperatur hat für jeden Organismus große Bedeutung. Generell bewirkt eine Erhöhung der Temperatur – innerhalb bestimmter Grenzen – eine Beschleunigung der meisten Stoffwechselprozesse (z. B. SCHMIDT-NIELSEN 1999, GILLOOLY et al. 2001). Die Temperatur kann dabei direkt über metabolische Prozesse oder indirekt, beispielsweise über die Qualität und Quantität des Futters wirken (SWEENEY 1984, SWEENEY et al. 1986a, SWEENEY & VANNOTE 1986). Die genaue Abgrenzung des direkten und indirekten Einflusses gestaltet sich jedoch schwierig (SALAS & DUDGEON 2001). In der vorliegenden Arbeit wurde ein Experiment durchgeführt, welches den direkten Einfluss der Temperatur auf die Entwicklungsgeschwindigkeit von *N. pictetii* analysierte (Abschnitt IV 1.4). Durch die Kombination mit unterschiedlichen Tageslängen prüfte es gleichzeitig den oben besprochenen möglichen Einfluss der Photoperiodik als Auslöser prospektiver Reaktionen.

1.1 Aufgenommene Nahrungsmenge und Photoperiodik

1.1.1 Fragestellung

Das Experiment sollte klären, ob die Larven von *Nemurella pictetii* spezifische Fraß- und Aktivitätszeiten zeigen. Die Fraßzeiten lassen sich indirekt über die abgegebene Kotmenge nachweisen.

1.1.2 Material und Methoden

Die Tiere wurden, um mögliche intraspezifische Konkurrenz auszuschließen, einzeln gehältert. Die Versuchsdauer betrug 66 Stunden. In diese Zeit produzierten die eingesetzten Larven (vorletztes Larvenstadium) eine zur Messung ausreichende Kotmenge, da die Darmpassagezeiten sehr kurz sind und nur etwa ein bis zwei Stunden betragen (HENDERSON et al. 1990). Die Tiere konnten sich ca. 14 Tage an die Temperatur und an die jeweiligen Tageslängen akklimatisieren. Da aufgrund des Sexualdimorphismus, der sich zum Ende der Larvalzeit ausprägt (siehe Abschnitt II 1.4.1, S. 6), mit unterschiedlichen Kotmengen zwischen weiblichen und männlichen Tieren zu rechnen war (was eine getrennte statistische Analyse mit reduzierten Stichprobengrößen zur Folge gehabt hätte), wurden in diesem Experiment nur weibliche Tiere verwendet. Die Tiere wurden vor Versuchsbeginn etwa 1½ Tage ohne Futter gehältert. Zur Auswertung kamen ausschließlich diejenigen Replikate, in denen es während des Versuchs nicht zu Häutungen kam. In Tabelle 8 sind nähere Informationen zum Versuchsaufbau und den Versuchsbedingungen aufgeführt. Das Versuchsdesign ergab eine aus zwei Photoperiodik-Faktorstufen (08:16 und 16:08) bestehende Anordnung. Die statistische Auswertung erfolgte mit Hilfe eines t-Tests für unabhängige Stichproben.

Tabelle 8: Versuchsaufbau und Versuchsbedingungen des Versuchs 'Aufgenommene Nahrungsmenge und Photoperiodik'.

Faktorstufen	abhängige Variable	Versuchsaufbau
Photoperiodik: 08:16, Photoperiodik: 16:08	Kotmenge	Dauer: ca. 66 h, Temperatur: 12 °C, Durchfluss-Versuchsanlage, Versuchseinheit: Nr. 2, Nahrung: Biofilm, Larvenherkunft: Btb, Larvengröße: La _{n-1} , Geschlecht: weiblich, Larvenanzahl pro Versuchseinheit: 1

1.1.3 Ergebnisse

In diesem Versuch bestanden keine Unterschiede in den abgegebenen Kotmengen zwischen den zwei Treatments (Tabelle 9 und Abbildung 6). Die statistische Analyse ergab keinen signifikanten Unterschied zwischen den beiden Gruppen (Tabelle 10).

Tabelle 9: Statistische Kenngrößen der Kotmenge pro Larve (in mg) des Versuchs 'Aufgenommene Nahrungsmenge und Photoperiodik'.

Treatments	n	\bar{x}	s
Photoperiodik: 08:16	19	1.131	0.296
Photoperiodik: 16:08	16	1.163	0.294

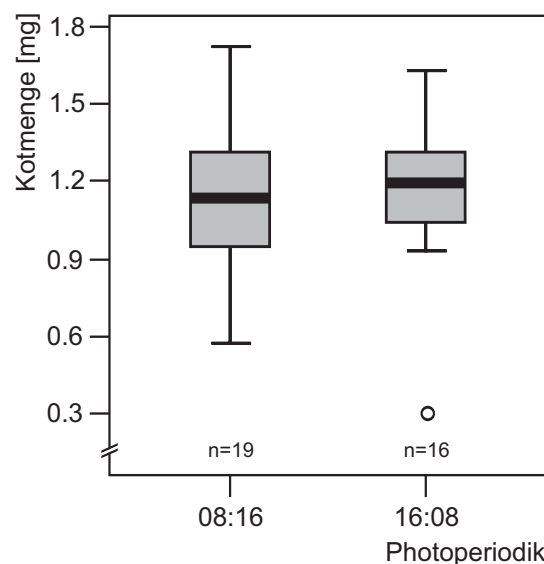


Abbildung 12: Während des Versuchs 'Aufgenommene Nahrungsmenge und Photoperiodik' abgegebene Kotmengen (weibliche Larven des vorletzten Larvenstadiums, Dauer ca. 66 h).

Tabelle 10: T-Test für unabhängige Stichproben für den Versuch 'Aufgenommene Nahrungsmenge und Photoperiodik'. Analysiert wurde die Kotmenge pro Larve.

Quelle der Variation	t	df	p
Kotmenge	-0.319	33	0.752

1.1.4 Zusammenfassung

Die abgegebenen Kotmengen zeigten zwischen den beiden Tageslängen keine signifikanten Unterschiede. Demzufolge waren auch die aufgenommenen Futtermengen einander ähnlich. *N. pictetii* zeigte keine spezifischen Fraß- und Aktivitätszeiten.

1.2 Mittleres Wachstum und Photoperiodik

1.2.1 Fragestellung

Der Versuch prüfte mögliche Entwicklungsunterschiede zwischen Tieren, die unter drei verschiedenen Tageslängen gehalten wurden (08:16, 12:12, 16:08). Die Unterschiede sollten sich in divergierenden Kopfkapselbreiten und Trockengewichten zwischen den Faktorstufen ausdrücken, aber auch in den am Versuchsende erreichten Larvenstadien sichtbar sein.

1.2.2 Material und Methoden

Die verwendeten Larven wurden aus einer großen Aufsammlung von 200 Tieren ausgewählt, die möglichst die gleiche Größe besaßen. Die Tiere wurden anschließend zufällig in vier Gruppen aufgeteilt, wobei jede Gruppe 50 Tiere umfasste. Da sich in jeder Versuchseinheit fünf Larven befanden, ergaben sich für die vier Gruppen je zehn Replikate. Eine Gruppe diente der Ermittlung der Startparameter von Kopfkapselbreite und Trockengewicht, die restlichen drei Gruppen wurden auf die Faktorstufen verteilt. (näheres siehe Tabelle 11).

Tabelle 11: Versuchsaufbau und Versuchsbedingungen des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Photoperiodik’.

Faktorstufen	abhängige Variablen	Versuchsaufbau
Photoperiodik: 08:16, Photoperiodik: 12:12, Photoperiodik: 16:08	Kopfkapselbreite, Trockengewicht, Häutungsverhältnis, Larvenstadium am Versuchsende	Dauer: 35 d, Temperatur: 12 °C, Durchfluss-Versuchsanlage, Versuchseinheit: Nr. 3, Nahrung: Biofilm - wöchentl. Futterwechsel, Larvenherkunft: Btb, Larvengröße - KKB Start: $\bar{x} = 0.6804$ mm, Larvenanzahl pro Versuchseinheit: 5

Das Versuchsdesign bestand aus den jeweils getrennt analysierten Faktoren und drei Photoperiodik-Faktorstufen. Für die statistische Auswertung mussten die Daten der abhängigen Variablen auf dem Niveau der einzelnen Versuchseinheiten aggregiert werden (siehe Pseudoreplikation, S. 33). Für die Analyse möglicher Unterschiede in der Anzahl der Häutungen zwischen den Faktorstufen wurde das Häutungsverhältnis berechnet. Daraufhin konnten einfaktorielle Varianzanalysen nach dem allgemeinen linearen Modell für die Variablen Kopfkapselbreite, Trockengewicht und Häutungsverhältnis durchgeführt werden. War ein signifikanter F-Wert nachweisbar – bestanden also Mittelwertsunterschiede zwischen mindestens zwei Treatments – wurden multiple Vergleichstests in Form eines a posteriori-Testverfahrens genutzt. Hierzu wurde der Test nach TUKEY verwendet (siehe DAY & QUINN 1989, KÖHLER et al. 1996). Ein H-Test analysierte Unterschiede zwischen den drei Photoperiodik-Faktorstufen beim Larvenstadium am Versuchsende. Anschließende Einzelvergleiche nach CONOVER (1980, zitiert in BORTZ et al. 2000) gaben Aufschluss, welche Gruppen sich hinsichtlich ihrer zentralen Tendenz unterschieden.

1.2.3 Ergebnisse

Die Ergebnisse sind in Tabelle 12 in Form statistischer Kenngrößen aufgeführt. In der Faktorstufe mit gleichen Tag-Nacht-Längen (12:12) kam es in einem Replikat in der zweiten Woche zum Tod einer Larve. Dieses Replikat wurde trotzdem in die Berechnungen der Kopfkapselbreite, des Trockengewichts und des Larvenstadium am Versuchsende (LSE) mit einbezogen, da durchgeführte H-Tests für die zehn Replikate dieser Tageslänge keine signifikanten Unterschiede erbrachten.

Tabelle 12: Statistische Kenngrößen des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Photoperiodik’.

Treatment	n	KKB [mm]		TG [mg]		Häutungsverhältnis		LSE	
		\bar{x}_1	s_1	\bar{x}_2	s_2	\bar{x}_3	s_3	\bar{x}_4	s_4
Start	10	0.6804	0.0307	0.1345	0.0232	-	-	-	-
08:16	10	1.0215	0.0599	1.0928	0.1755	0.552	0.056	3.040	0.284
12:12	10	1.0317	0.0251	1.0457	0.1120	0.541	0.088	3.025	0.352
16:08	10	1.2498	0.0266	1.7778	0.2136	0.620	0.071	0.580	0.148

In Abbildung 13 sind die Kopfkapselbreite bzw. das Trockengewicht der Larven unter den drei verschiedenen Tageslängen und zur näheren Information die Werte der Start-Stichprobe dargestellt. Unterschiede zwischen den Tageslängen sind deutlich erkennbar und ergaben in der statistischen Auswertung höchst signifikante Differenzen. Die Bestimmtheitsmaße der durchgeführten Varianzanalysen (Tabelle 13, oben und Mitte) betrugen für die Variablen Kopfkapselbreite und Trockengewicht 0.882 bzw. 0.807 %.

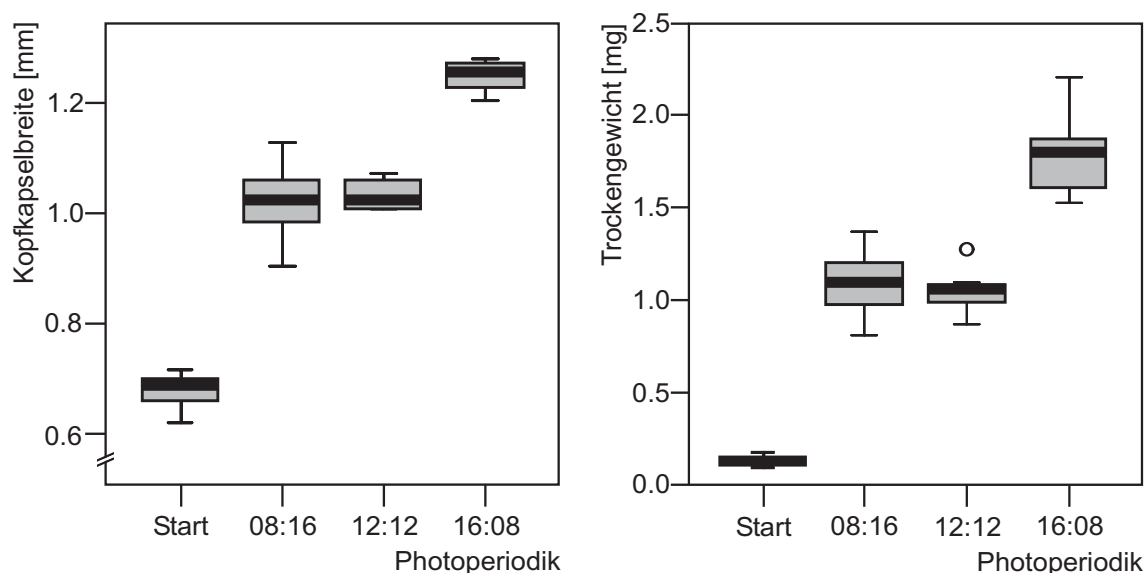


Abbildung 13: Am Ende des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Photoperiodik’ erreichte Kopfkapselbreiten (links) und Trockengewichte (rechts). Beide Größen sind aggregiert dargestellt. Zur näheren Information sind in den Abbildungen auch die Werte einer Stichprobe zu Versuchsbeginn (Start) aufgeführt ($n = 10$).

Mit Hilfe der durchgeführten multiplen Vergleichstests konnten im Falle der Variablen Kopfkapselbreite und Trockengewicht zwei homogene Untergruppen auf dem $\alpha = 0.001$ -Niveau unterschieden werden (Tabelle 15). Die eine Gruppe umfasste die Treatments '08:16' und '12:12', die andere enthielt das Treatment '16:08'. Die Larven letzterer Gruppe besaßen wesentlich größere Kopfkapselbreiten und waren deutlich schwerer als die Tiere der Vergleichsgruppe. So konnten die Larven unter Langtagbedingungen ihr Gewicht während des Versuchs im Mittel um mehr als das 13-fache steigern, während beispielsweise die Larven unter Kurztagbedingungen ihr Gewicht lediglich verachtfachten. Statistisch signifikante Unterschiede zwischen den Treatments '08:16' und '12:12' traten dagegen nicht auf.

Tabelle 13: Einfaktorielle Varianzanalysen des Versuchs 'Mittleres Wachstum und Photoperiodik'. Analysiert wurden die Kopfkapselbreite (oben), das Trockengewicht (Mitte) und das Häutungsverhältnis (unten).

Quelle der Variation	QS	df	MQ	F	p
abhängige Variable: Kopfkapselbreite					
Photoperiodik	0.332	2	0.166	101.093	< 0.001
Fehler	0.044	27	0.002		
Total	0.377	29			
abhängige Variable: Trockengewicht					
Photoperiodik	3.358	2	1.679	56.618	< 0.001
Fehler	0.801	27	0.030		
Total	4.159	29			
abhängige Variable: Häutungsverhältnis					
Photoperiodik	0.037	2	0.018	3.456	0.046
Fehler	0.143	27	0.005		
Total	0.180	29			

Die Gegensätze zwischen den Treatments drückten sich teilweise auch in der Anzahl der Häutungen aus, die während des Versuchs stattfanden. Die Varianzanalyse für die Variable Häutungsverhältnis ergab signifikante Differenzen zwischen den Faktorstufen (Tabelle 13, unten; $R^2 = 0.204$). Die anschließenden Einzelvergleiche konnten jedoch keine signifikanten Unterschiede der Häutungsverhältnisse zwischen den drei Tageslängen nachweisen (Tabelle 15). Allerdings lag der Signifikanzwert beim Vergleich der Treatments '16:08' und '12:12' nur knapp oberhalb des fünf Prozent-Niveaus ($p = 0.056$). Die Larven unter langen Tageslängen häuteten sich im Durchschnitt fast 15 % häufiger als die Vergleichslarven unter Tag-Nacht-Gleiche. Der Einzelvergleich der Häutungsverhältnisse zwischen Lang- und Kurztagbedingungen ließ ebenfalls Unterschiede erkennen. Unter Langtagbedingungen häuteten sich die Tiere im Durchschnitt 12 % häufiger als unter Kurztagbedingungen (Abbildung 14, links). Diese Differenzen konnten statistisch jedoch nicht abgesichert werden ($p = 0.111$).

Höchst signifikante Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit der *N. pictetii*-Larven zeigten sich ebenfalls bei der Betrachtung des Larvenstadiums am Versuchsende (Tabelle 14). Anschließend Einzelvergleiche zwischen den drei Gruppen ergaben die in Tabelle 15 aufgeführten Resultate. Auch mit dieser Variablen sind die zwei schon für die Variablen Kopfkapselbreite und Trockengewicht gefundenen Untergruppen abgrenzbar. Im Balkendiagramm der Abbildung 14 (rechts) ist der besseren Anschaulichkeit wegen auf die Aggregation der Daten verzichtet und eine Darstellung der prozentualen Verhältnisse

gewählt worden. Aus dieser Abbildung wird ersichtlich, wie deutlich die Unterschiede sind. Während nahezu 100 % der Larven des Langtag-Treatments bis zum Versuchsende das letzte oder vorletzte Larvenstadium erreicht hatten, befand sich kein Tier der anderen beiden Treatments in diesen Stadien.

Tabelle 14: H-Test des Versuchs 'Mittleres Wachstum und Photoperiodik'. Analysiert wurde das Larvenstadium am Versuchsende.

Quelle der Variation	mittlerer Rang	H	df	p
08:16	5.50	19.582	2	< 0.001
12:12	20.45			
16:08	20.55			

Tabelle 15: Multiple Vergleichstests des Versuchs 'Mittleres Wachstum und Photoperiodik'. Aufgeführt sind die homogenen Untergruppen mit ihrem entsprechenden Signifikanzwert. Analysiert wurden die Kopfkapselbreite, das Trockengewicht und das Häutungsverhältnis nach TUKEY, das Larvenstadium am Versuchsende nach CONOVER.

	Kopfkapselbreite		Trockengewicht		Häutungs- verhältnis	Larvenstadium am Versuchsende	
	1	2	1	2	1	1	2
08:16	×		×		×	×	
12:12	×		×		×	×	
16:08		×		×	×		×
p	0.840	1.000	0.815	1.000	0.056	> 0.050	1.000

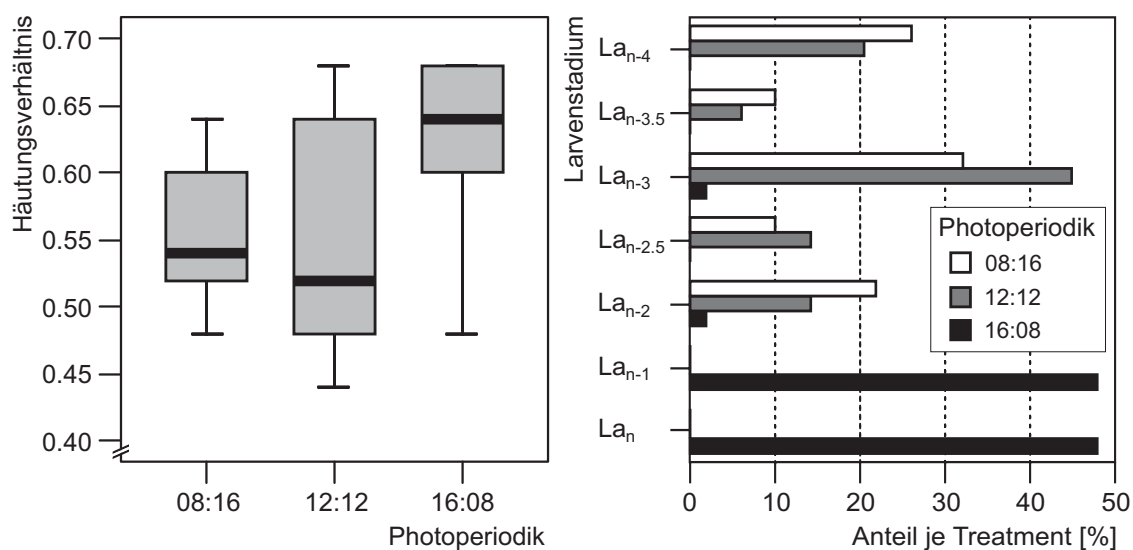


Abbildung 14: Häutungsverhältnisse (links) und prozentuale Zusammensetzung der Larvenstadien am Versuchsende (rechts) beim Versuch 'Mittleres Wachstum und Photoperiodik'. Die Daten sind in der linken Grafik aggregiert ($n = 10$) und in der rechten Grafik nicht aggregiert dargestellt (Stichprobengrößen 12:12 = 49, 08:16 und 16:08 = 50).

1.2.4 Zusammenfassung

Die Larven von *Nemurella pictetii* reagierten auf unterschiedlich lange Tag-Nacht-Zyklen mit veränderten Entwicklungsgeschwindigkeiten. Diese Unterschiede konnten mit Hilfe der Kopfkapselbreite, des Trockengewichtes und des Larvenstadiums am Versuchsende statistisch abgesichert werden. Dabei bewirkten lange Tageslängen gegenüber kurzen Tageslängen und Bedingungen der Tag-Nacht-Gleiche eine beschleunigte Entwicklung. Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven zwischen den beiden zuletzt genannten Photoperioden konnten nicht festgestellt werden.

1.3 Individuelles Wachstum und Photoperiodik

1.3.1 Fragestellung

Aufbauend auf dem vorhergehenden Versuch kam es in diesem unter Kurz- (08:16) und Langtagbedingungen (16:08) durchgeführten Experiment darauf an, mögliche „Störvariablen“ wie beispielsweise Unterschiede in der Nahrungsqualität und -quantität oder auch Beeinträchtigungen durch intraspezifische Konkurrenz auszuschließen. Das Experiment analysierte mögliche Entwicklungsunterschiede in Abhängigkeit von der Tageslänge mit Hilfe der Variablen Dauer des Larvenstadiums und Kopfkapselbreite.

1.3.2 Material und Methoden

Im Unterschied zum vorhergehenden Experiment wurden die Larven in diesem Versuch einzeln gehältert. Des Weiteren erfolgte ein täglicher Wechsel der Nahrung (Biofilm). Aufgrund der hohen Anzahl benötigter Futterkacheln fand eine mehrfache Nutzung statt (siehe S. 22). Weitere Merkmale dieses Experimentes sind in Tabelle 16 aufgeführt. Das Versuchsdesign bestand aus einem zweistufigen unabhängigen Faktor, an dem die zwei abhängigen Variablen getestet wurden. Die statistische Auswertung erfolgte im Fall der Dauer der drei Larvenstadien – infolge fehlender Normalverteilung einiger Treatments – mit Hilfe von U-Tests zwischen den Tageslängen und mit H-Tests zwischen den Larvenstadien. Dafür, und auch für die Untersuchungen der Kopfkapselbreite, wurde zuvor der Einfluss des Larvenstadiums am Versuchsbeginn auf die jeweiligen abhängigen Variablen separat analysiert. Da kein signifikanter Einfluss des Larvenstadiums zu Versuchsbeginn auf die Dauer bzw. die Kopfkapselbreite der einzelnen Larvenstadien nachgewiesen werden konnte, wurde es bei den weiteren Auswertungen nicht mehr berücksichtigt. Mögliche Unterschiede in den Kopfkapselbreiten der Tiere in Abhängigkeit von der Photoperiodik und den Larvenstadien wurden mittels einer Varianzanalyse nach dem allgemeinen linearen Modell getestet. Dafür fand die Methode der ungewichteten Mittelwerte Verwendung. Dieses Verfahren wurde benutzt, da die einzelnen Zellen nicht den gleichen Stichprobenumfang aufwiesen und ein Einfluss der Stichprobengröße nicht analysiert werden sollte (nichtorthogonale Varianzanalyse, siehe beispielsweise HOWELL & MCCONAUGHY 1982, BORTZ 1999).

Tabelle 16: Versuchsaufbau und Versuchsbedingungen des Versuchs 'Individuelles Wachstum und Photoperiodik'.

Faktorstufen	abhängige Variablen	Versuchsaufbau
Photoperiodik: 08:16, Photoperiodik: 16:08	Dauer der Larvenstadien La_{n-3} bis La_{n-1} , KKB der Larvenstadien La_{n-1} und La_n	Dauer: 22 d, Temperatur: 12 °C, Durchfluss-Versuchsanlage, Versuchseinheit: Nr. 3, Nahrung: Biofilm - täglicher Futterwechsel, Larvenherkunft: Sa, Larvengröße Start: La_{n-4} - La_{n-2} , Geschlecht: weiblich, Larvenanzahl pro Versuchseinheit: 1

1.3.3 Ergebnisse

Tabelle 17 gibt einen Überblick über die Stichprobengrößen, Mittelwerte und Standardabweichungen. Dauer der Larvenstadien (La_{n-3} bis La_{n-1}): Die durchgeführten U-Tests je Larvenstadium erbrachten keine signifikanten Unterschiede in der Stadiendauer bei den beiden verwendeten Tageslängen (Tabelle 18). Die Tiere verblieben unter Kurz- und Langtagbedingungen annähernd die gleiche Zeit in den jeweiligen Stadien. Allerdings nahm die Wahrscheinlichkeit möglicher Unterschiede in der Stadiendauer zwischen den zwei Tageslängen mit steigendem Larvenstadium zu. Anders verhielt es sich, wenn die Stadiendauer zwischen den drei Larvenstadien verglichen wurden. Unter diesem Gesichtspunkt waren sowohl unter Kurz- als auch unter Langtagbedingungen höchst signifikante Unterschiede nachweisbar (Tabelle 18). Je mehr sich die Tiere dem Imaginalstadium näherten, desto länger dauerten die jeweiligen Larvenstadien. Die Tiere benötigten für das vorletzte Larvenstadium (La_{n-1}) etwa zwei Tage (Photoperiodik 16:08) bzw. drei Tage (Photoperiodik 08:16) länger als für das viertletzte Stadium (La_{n-3}). Das entspricht einer Zunahme von 41 (08:16) bzw. 28 (16:08) Prozent. Abbildung 15 (links) zeigt die eben beschriebenen Verhältnisse in Form von Boxplots.

Tabelle 17: Statistische Kenngrößen des Versuchs 'Individuelles Wachstum und Photoperiodik'.

Treatment	Dauer des Larvenstadiums [d]			KKB [mm]		
	n_1	\bar{x}_1	s_1	n_2	\bar{x}_2	s_2
La_{n-3} , 08:16	10	6.80	0.79	-	-	-
La_{n-2} , 08:16	13	7.69	0.75	-	-	-
La_{n-1} , 08:16	10	9.60	0.84	12	1.2059	0.0757
La_n , 08:16	-	-	-	10	1.4347	0.0726
La_{n-3} , 16:08	6	7.17	0.98	-	-	-
La_{n-2} , 16:08	15	7.47	0.83	-	-	-
La_{n-1} , 16:08	12	9.17	0.84	9	1.2986	0.0730
La_n , 16:08	-	-	-	12	1.4742	0.0904

Tabelle 18: U-Tests und H-Tests des Versuchs 'Individuelles Wachstum und Photoperiodik'. Analysiert wurde die Dauer der Larvenstadien La_{n-3} bis La_{n-1} .

	U-Test	U-Test	U-Test	H-Test
Photoperiodik 08:16	La_{n-3}	La_{n-2}	La_{n-1}	$p < 0.001$
Photoperiodik 16:08	La_{n-3}	La_{n-2}	La_{n-1}	$p < 0.001$
	$p = 0.479$	$p = 0.285$	$p = 0.180$	

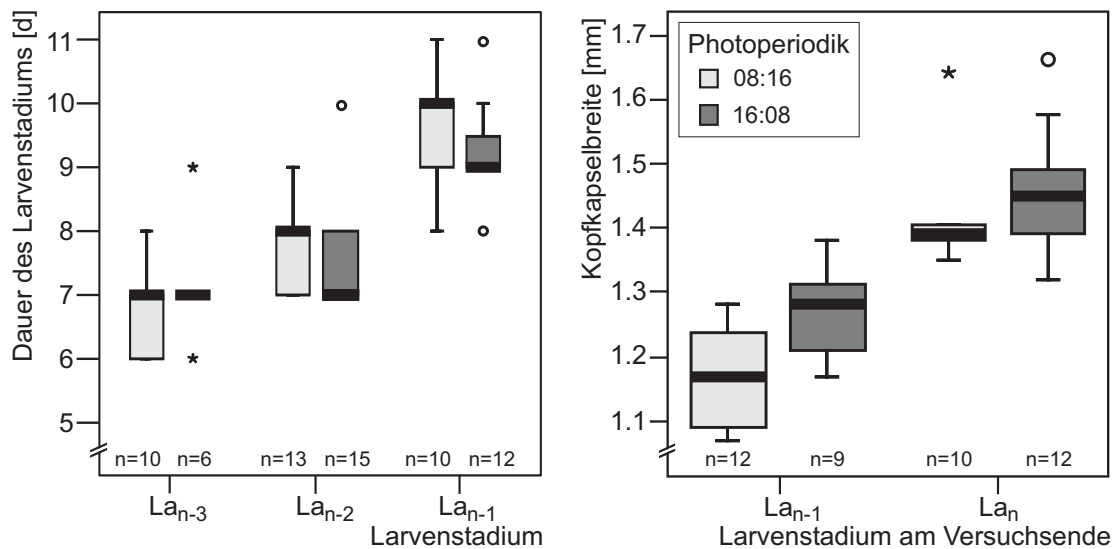


Abbildung 15: Dauer von drei Larvenstadien (links) und die Kopfkapselbreite der Larven des vorletzten (La_{n-1}) und des letzten (La_n) Larvenstadiums (rechts), jeweils getrennt nach der Tageslänge beim Versuch 'Individuelles Wachstum und Photoperiodik'.

Die Auswertung der Kopfkapselbreite der Larven der zwei letzten Stadien (La_n und La_{n-1}) ergab hoch signifikante Unterschiede zwischen den Replikaten der Photoperiodik-Faktorstufen und – erwartungsgemäß – höchst signifikante Größenunterschiede zwischen den beiden Larvenstadien (Tabelle 19). Eine Interaktion der Photoperiode mit dem Larvenstadium kann dagegen nicht belegt werden. In Abbildung 15 (rechts) ist deutlich erkennbar, dass unter Langtagbedingungen die Kopfkapselbreiten der Larven größer sind als bei den Vergleichstieren unter Kurztagbedingungen. Im vorletzten Larvenstadium besitzen die „Langtaglarven“ beispielsweise im Mittel eine um über sieben Prozent breitere Kopfkapsel als die Vergleichslarven. Bei den Larven des letzten Stadiums ist sie im Mittel um fast drei Prozent breiter.

Tabelle 19: Varianzanalyse des Versuchs 'Individuelles Wachstum und Photoperiodik'. Analysiert wurde die Kopfkapselbreite der Larven des vorletzten (La_{n-1}) und letzten Larvenstadiums (La_n).

Quelle der Variation	QS	df	MQ	F	p
Stadium Versuchsende (Stad.)	0.433	1	0.433	69.726	< 0.001
Photoperiodik (Photo.)	0.046	1	0.046	7.453	0.009
Stad. \times Photo.	0.007	1	0.007	1.206	0.279
Fehler	0.242	39	0.006		
Total	0.771	42			

1.3.4 Zusammenfassung

In diesem Versuch wurde ein möglicher indirekter Einfluss der Photoperiodik (über eine Veränderung der Futterqualität und -quantität) auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven ausgeschlossen. Alle beobachteten Reaktionen der Larven können demnach direkt auf den Einfluss der Tageslängen zurückgeführt werden.

Betrachtet man die Dauer der Larvenstadien, so muss die Nullhypothese (die Photoperiodik-Gruppen entstammen der gleichen Grundgesamtheit) beibehalten werden. Erstaunlich ist der hoch signifikante Einfluss der Tageslänge auf die Breite der Kopfkapsel. Trotz der relativ kurzen Versuchszeit und der Tatsache, dass sich die Larven bei Versuchsbeginn schon in einem durch Flügelscheiden gekennzeichneten Stadium befanden, zeigten Larven unter Langtagbedingungen größere Kopfkapselbreiten als die Vergleichsgruppe unter Kurztagbedingungen.

1.4 Individuelles Wachstum, Photoperiodik und Temperatur

1.4.1 Fragestellung

Das Ziel dieses Versuchs war, die in den zwei vorhergehenden Experimenten gefundenen Beziehungen zwischen der Entwicklungsgeschwindigkeit und der Photoperiodik durch eine umfangreichere Versuchsanordnung zu überprüfen. Zudem ging es darum, den direkten Einfluss der Temperatur auf die Entwicklungsgeschwindigkeit zu analysieren und mögliche Wechselwirkungen der Tageslänge und der Temperatur nachzuweisen. Als Maß für diese Unterschiede wurden die Dauer des vorletzten Larvenstadiums (La_{n-1}), der Kopfkapselbreite-Zuwachs und das Trockengewicht der Letztlarven (La_n) analysiert.

1.4.2 Material und Methoden

Die Hälterung der *N. pictetii*-Larven erfolgte bei 6 °C und 12 °C in zwei voneinander getrennten Anlagen. Ein regelmäßiger Wasserwechsel jeden zweiten Tag beugte möglichen Unterschieden in der Wasserqualität zwischen den zwei Versuchsanlagen vor.

Während der täglichen Fütterungen wurden die Larven auf mögliche Häutungen hin kontrolliert. Für die Analyse der Dauer der Larvenstadien wurde die Länge des vorletzten Stadiums (La_{n-1}) verwendet. Die Kopfkapselbreite-Zuwächse berechneten sich aus der Differenz der Kopfkapselbreite des letzten Larvenstadiums (La_n) und der Kopfkapselbreite

des drittletzten Larvenstadiums (La_{n-2}). Das Trockengewicht gibt das Gewicht der Letztlarve kurz nach der Larvalhäutung wieder. Entsprechend den täglichen Kontrollen befanden sich die Larven maximal einen Tag im letzten Stadium. Das Experiment war so angelegt, dass neben dem Einfluss der Temperatur und der Photoperiodik gleichzeitig auch mögliche geschlechtsspezifische Larven-Reaktionen analysiert werden konnten ($2 \times 2 \times 2$ faktorielles Versuchsdesign). Dazu waren folgende Versuchsbedingungen nötig. Zum einen wurden die Larven einzeln gehältert, um eine mögliche Konkurrenz der Tiere untereinander auszuschließen. Dadurch ergab sich die Möglichkeit, ein einheitliches Larvenstadium über alle Replikate hinweg zu betrachten (im vorliegenden Versuch wurden die Larven vom drittletzten bis zum letzten Larvenstadium gehältert). Gleichzeitig konnten mögliche Entwicklungsunterschiede zwischen den Geschlechtern separat analysiert werden. Zum anderen erfolgte ein täglicher Futterwechsel, um eventuelle Unterschiede in der Nahrung (sowohl in der Qualität als auch in der Quantität) auszuschließen. In Tabelle 20 findet sich eine Übersicht des Versuchsaufbaus und der Versuchsbedingungen. Die statistische Auswertung erfolgte aufgrund der unterschiedlichen Stichprobenumfänge mit Hilfe von nichtorthogonalen Varianzanalysen nach dem allgemeinen linearen Modell (siehe S. 43). Dabei wurde der Einfluss der unabhängigen Variablen Temperatur, Photoperiodik und Geschlecht auf die abhängigen Variablen Dauer des vorletzten Larvenstadiums, Kopfkapselbreite-Zuwachs und Trockengewicht-Letztlarve mit der Methode der ungewichteten Mittelwerte untersucht.

Tabelle 20: Versuchsaufbau und Versuchsbedingungen des Versuchs 'Individuelles Wachstum, Photoperiodik und Temperatur'.

Faktorstufen	Messungen	Versuchsaufbau
Temperatur: 6 °C, Temperatur: 12 °C, Photoperiodik: 08:16, Photoperiodik: 16:08, Geschlecht: männlich, Geschlecht: weiblich	Dauer des vorletzten Larvenstadiums, Kopfkapselbreite-Zuwachs, Trockengewicht der Letztlarve	Dauer: 38 d, Durchfluss-Versuchsanlage, Versuchseinheit: Nr. 3, Wasserwechsel jeden 2. Tag, Nahrung: Biofilm - täglicher Futterwechsel, Larvenherkunft: Btb, Larvengröße - Start: La_{n-2} , Larvenanzahl pro Versuchseinheit: 1

1.4.3 Ergebnisse

Tabelle 21 zeigt die Ergebnisse des Wachstumsversuchs. Zunächst sollen mögliche Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit zwischen den einzelnen Treatments besprochen werden. Anschließend wird auf die Variablen Kopfkapselbreite-Zuwachs und Trockengewicht der Letztlarve eingegangen.

Tabelle 21: Statistische Kenngrößen des Versuchs 'Individuelles Wachstum, Photoperiodik und Temperatur'.

Treatment	n	Dauer von La_{n-1} [d]		KKB-Zuwachs [mm]		TG von La_n [mg]	
		\bar{x}_1	s_1	\bar{x}_2	s_2	\bar{x}_3	s_3
♂, 6 °C, 08:16	13	20.15	1.14	0.3149	0.0287	0.827	0.129
♀, 6 °C, 08:16	8	20.75	1.49	0.3612	0.0366	1.062	0.146
♂, 6 °C, 16:08	11	20.00	1.27	0.3028	0.0338	0.784	0.072
♀, 6 °C, 16:08	5	20.20	0.84	0.3962	0.0191	1.162	0.191
♂, 12 °C, 08:16	13	10.46	0.52	0.3176	0.0385	0.835	0.139
♀, 12 °C, 08:16	4	10.25	0.50	0.3949	0.0502	1.238	0.153
♂, 12 °C, 16:08	12	11.33	0.99	0.2905	0.0322	0.798	0.173
♀, 12 °C, 16:08	6	10.83	0.75	0.3889	0.0358	1.185	0.174

Es konnten deutliche Unterschiede in der Dauer des vorletzten Larvenstadiums (La_{n-1}) unter den verschiedenen Treatments beobachtet werden. Die Ergebnisse der statistischen Auswertung sind in Tabelle 22 und in Abbildung 16 dargestellt. Das korrigierte Bestimmtheitsmaß dieser Varianzanalyse beträgt 0.989, d. h., es kann fast die gesamte Streuung durch die drei erklärenden Variablen begründet werden. Daran hat die Temperatur (korrigiertes $R^2 = 0.954$) den entscheidenden Anteil. Sie hatte einen höchst signifikanten Einfluss auf die Dauer des vorletzten Larvenstadiums. Larven, die bei 12 °C gehalten wurden, entwickelten sich in knapp 11 Tagen und damit doppelt so schnell wie die Vergleichstiere bei 6 °C, die etwa 20 Tage benötigten.

Tabelle 22: Varianzanalyse des Versuchs 'Individuelles Wachstum, Photoperiodik und Temperatur'. Analysiert wurde die Dauer des vorletzten Larvenstadiums (La_{n-1}).

Quelle der Variation	QS	df	MQ	F	p
Temperatur (Temp.)	1365.920	1	1365.920	1295.611	< 0.001
Photoperiodik (Photo.)	0.528	1	0.528	0.500	0.482
Geschlecht (Geschl.)	0.007	1	0.007	0.006	0.937
Temp. × Photo.	4.357	1	4.357	4.133	0.046
Temp. × Geschl.	2.125	1	2.125	2.016	0.161
Photo. × Geschl.	0.438	1	0.438	0.416	0.521
Temp. × Photo. × Geschl.	0.011	1	0.011	0.010	0.920
Fehler	67.473	64	1.054		
Total	1680.319	71			

Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit, die durch die Faktoren Photoperiodik oder Geschlecht begründet werden können, waren dagegen nicht nachweisbar. Unter den Wechselwirkungen erwies sich lediglich die Interaktion zwischen der Temperatur und der Photoperiodik als knapp signifikant. Das bedeutet, dass bei einer Wassertemperatur von 12 °C die Dauer des Larvenstadiums unter Kurztagbedingungen kürzer ausfiel als unter Langtagbedingungen. Das Verhältnis kehrte sich bei 6 °C um. Bei dieser Temperatur bewirkten Langtagbedingungen eine verkürzte Dauer des vorletzten Larvenstadiums gegenüber Kurztagbedingungen. Die schwach ausgeprägte Interaktion ist in Abbildung 17 dargestellt.

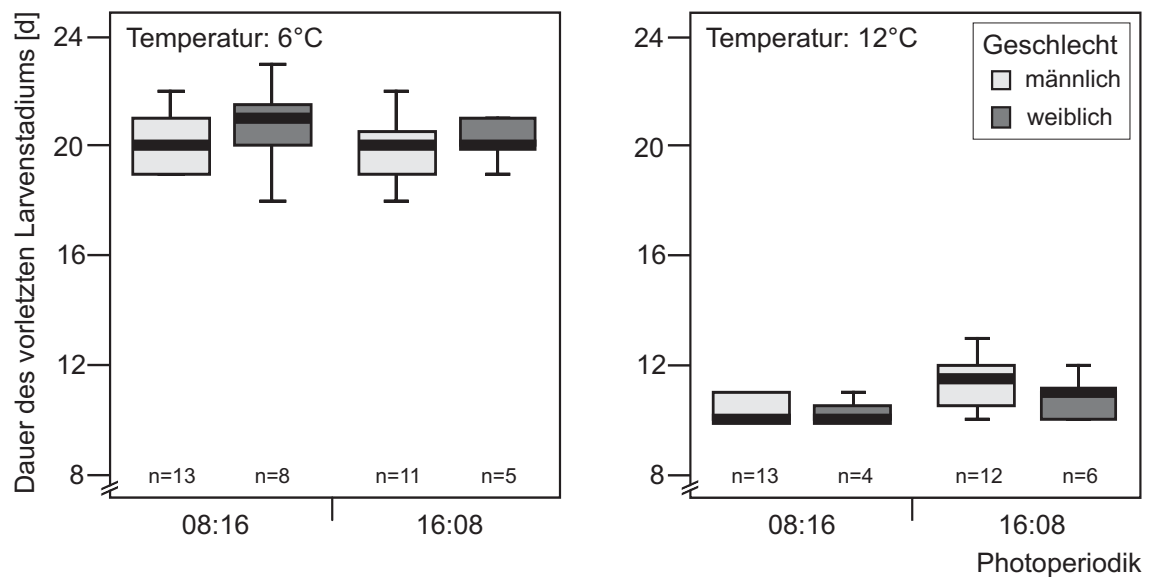


Abbildung 16: Dauer des vorletzten Larvenstadiums (La_{n-1}) bei 6 °C (links) und 12 °C (rechts), jeweils getrennt nach Tageslänge und Geschlecht beim Versuch 'Individuelles Wachstum, Photoperiodik und Temperatur'.

Tabelle 23: Varianzanalyse des Versuchs 'Individuelles Wachstum, Photoperiodik und Temperatur'. Analysiert wurde der Kopfkapselbreite-Zuwachs ($La_n - La_{n-2}$).

Quelle der Variation	QS	df	MQ	F	p
Temperatur (Temp.)	< 0.001	1	< 0.001	0.224	0.638
Photoperiodik (Photo.)	< 0.001	1	< 0.001	0.083	0.774
Geschlecht (Geschl.)	0.093	1	0.093	79.025	< 0.001
Temp. × Photo.	0.003	1	0.003	2.506	0.118
Temp. × Geschl.	0.001	1	0.001	1.035	0.313
Photo. × Geschl.	0.004	1	0.004	3.697	0.059
Temp. × Photo. × Geschl.	0.001	1	0.001	0.533	0.468
Fehler	0.075	64	0.001		
Total	0.174	71			

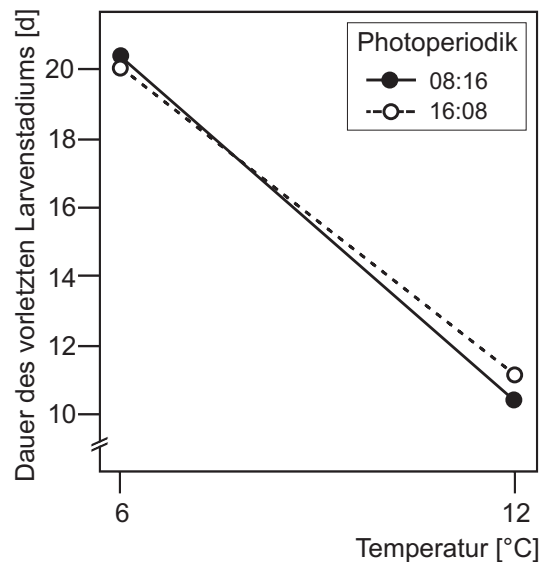


Abbildung 17: Wechselwirkung von Temperatur und Tageslänge (durch Hilfslinien verbunden) beim Versuch 'Individuelles Wachstum, Photoperiodik und Temperatur'. Die Geschlechter sind in dieser Abbildung zusammengefasst dargestellt.

Betrachtet man die am Ende des Versuchs erreichte Körpergröße, so ergeben sich weniger deutliche Unterschiede zwischen den einzelnen Treatments. Sowohl die dafür herangezogene Variable Kopfkapselbreite-Zuwachs als auch das Trockengewicht der Letztlarve zeigten lediglich einen höchst signifikanten Einfluss des Geschlechtes. Das war aufgrund des ausgeprägten Sexualdimorphismus zu erwarten. Dieses Experiment sollte untersuchen, ob männliche und weibliche Tiere auf die verwendeten Temperaturen und Tageslängen in Bezug auf die erreichte Körpergröße signifikant unterschiedlich reagieren. Das ist jedoch nicht der Fall. Die Ergebnisse der durchgeführten Varianzanalysen sind in Tabelle 23 für den Kopfkapselbreite-Zuwachs und in Tabelle 24 für das Trockengewicht der Letztlarve aufgeführt. Für letztere Variable sind die Verhältnisse in Abbildung 18 veranschaulicht. Für den Kopfkapselbreite-Zuwachs ergäbe sich ein ähnliches Bild. Die korrigierten Bestimmtheitsmaße der beiden Untersuchungen fallen im Vergleich zur Analyse der Dauer des vorletzten Larvenstadiums wesentlich geringer aus. Sie betragen für den Kopfkapselbreite-Zuwachs 0.521 und für das Trockengewicht der Letztlarve 0.538. Es kann demzufolge nur etwa die Hälfte der nachgewiesenen Streuung durch die verwendeten Variablen erklärt werden.

Tabelle 24: Varianzanalyse des Versuchs 'Individuelles Wachstum, Photoperiodik und Temperatur'. Analysiert wurde das Trockengewicht des letzten Larvenstadiums (La_n).

Quelle der Variation	QS	df	MQ	F	p
Temperatur (Temp.)	0.046	1	0.046	2.204	0.143
Photoperiodik (Photo.)	0.001	1	0.001	0.047	0.829
Geschlecht (Geschl.)	1.836	1	1.836	88.411	< 0.001
Temp. × Photo.	0.020	1	0.020	0.979	0.326
Temp. × Geschl.	0.029	1	0.029	1.400	0.241
Photo. × Geschl.	0.015	1	0.015	0.737	0.394
Temp. × Photo. × Geschl.	0.024	1	0.024	1.136	0.291
Fehler	1.329	64	0.021		
Total	3.194	71			

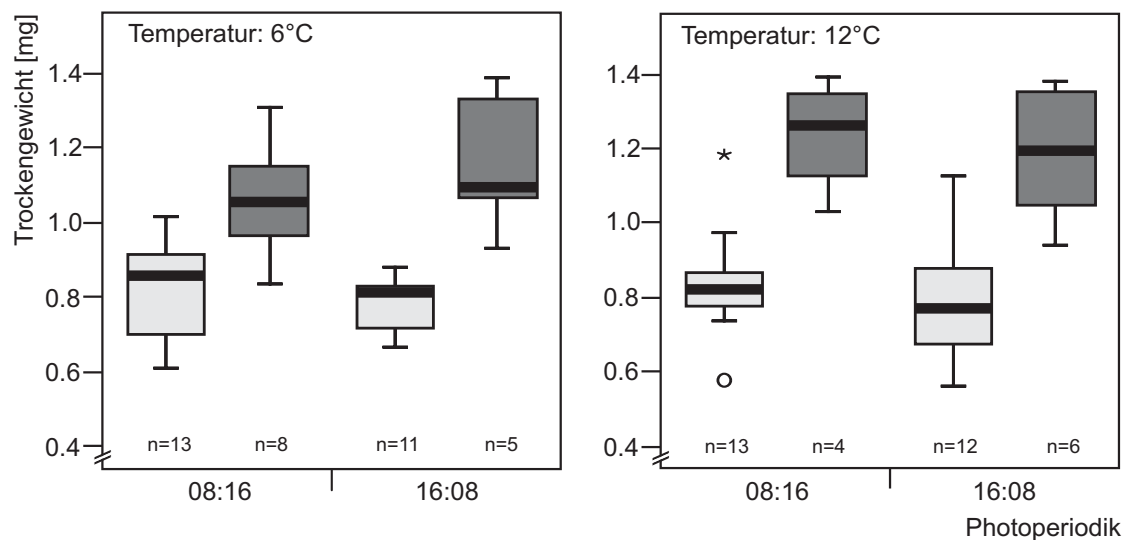


Abbildung 18: Trockengewichte der Letztlarven (La_n) bei 6 °C (links) und 12 °C (rechts), jeweils getrennt nach Tageslänge und Geschlecht (Schattierung: hell = männlich, dunkel = weiblich) beim Versuch 'Individuelles Wachstum, Photoperiodik und Temperatur'.

1.4.4 Zusammenfassung

Die Wassertemperatur hatte einen starken Einfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit von *Nemurella pictetii*-Larven. Das drückte sich in der Dauer des vorletzten Larvenstadiums aus. Eine Verdopplung der Temperatur von sechs auf 12 °C bewirkte eine Halbierung der Dauer dieses Larvenstadiums. Ein signifikanter Einfluss der Temperatur auf die Variablen Kopfkapselbreite-Zuwachs und Trockengewicht der Letztlarve ließ sich nicht nachweisen.

Die Photoperiodik allein spielte für die Ausprägung der eben genannten Variablen hingegen keine Rolle. Erst die Interaktion mit der Temperatur erwies sich im Fall des Larvenstadiums am Versuchsende als signifikant.

2 Nahrung und intraspezifische Konkurrenz

Biotische Faktoren besitzen einen wichtigen Einfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit aller Lebewesen. Große Bedeutung kommt hierbei der Nahrung zu. *Nemurella pictetii* galt lange Zeit vor allem als Detritusfresser und Zerkleinerer (HENDERSON et al. 1990, GRAF et al. 1995, COLLING 1996). Neuere Untersuchungen belegen aber, dass die Larven dieser Art durchaus in der Lage sind, Biofilm von Steinoberflächen aufzunehmen (LEDGER & HILDREW 2000b, 2001). Bislang wurde jedoch nicht geprüft, welche Futterart von *N. pictetii* bevorzugt wird. Aufschluss darüber sollten Futterwahlexperimente geben, die durch simultanes Anbieten unterschiedlicher Nahrungsqualitäten echte Futterwahl ermöglichen (PETERSON & RENAUD 1989, ROA 1992).

Biofilm ist gegenüber abgestorbenem pflanzlichen Material durch seinen Energiegehalt und das niedrige Kohlenstoff-Stickstoff-Verhältnis eine vergleichsweise hochwertige Nahrung (ANDERSON & CUMMINS 1979, CUMMINS & KLUG 1979). Höherwertige Nahrung könnte sich in höheren Entwicklungsgeschwindigkeiten manifestieren. Das setzt jedoch voraus, dass die Tiere nicht nur unterschiedliche Futterarten wahrnehmen und gezielt wählen, sondern auch ingestieren und assimilieren können. Deshalb wurde im Anschluss an die Futterwahlversuche geprüft, wie gut *N. pictetii* die energiereiche Nahrung Biofilm im Vergleich zu Detritus (konditionierte Erlenblätter) assimilieren und in eine höhere Entwicklungsgeschwindigkeit umsetzen kann. Vermutet wurde, dass sich die Entwicklung mit Biofilm als Nahrungsquelle gegenüber Erlenblättern beschleunigt.

Der biotische Faktor Konkurrenz spielt eine wichtige Rolle im Zusammenleben der Tiere. Dabei kann man zwischen intraspezifischer und interspezifischer Konkurrenz unterscheiden. Beide Formen scheinen auch in aquatischen Lebensgemeinschaften vorzukommen und konnten schon mehrfach nachgewiesen werden (z. B. CROSS & BENKE 2002 bei zwei Wasserschnecken-Arten, KUHARA et al. 2000 bei einer Köcherfliegen- und drei Eintagsfliegenarten, PECKARSKY 1991 bei zwei Steinfliegenarten, SCHNEIDER et al. 2000 bei zwei Fiebermücken-Arten). Traditionell kann Konkurrenz in zwei Wirkungsklassen eingeteilt werden (SCHOENER 1983). Neben einem Wettbewerb um Raum und damit um Zugang zu den Nahrungsressourcen (Interferenz) kann auch ein direkter Wettbewerb um die Ressource Futter (exploitative Konkurrenz) existieren. Studien, die insbesondere die innerartlichen Beziehungen aquatischen Insekten analysierten, sind bis heute nur selten durchgeführt worden (HART 1987, ANHOLT 1990). Die vorliegende Arbeit untersuchte die Beeinflussung der Entwicklungsgeschwindigkeit durch intraspezifische Konkurrenz. Besonderes Interesse galt dabei der Aufklärung der genauen Wirkungsart der innerartlichen Konkurrenz.

2.1 Futterwahl

2.1.1 Fragestellung

Zur Prüfung des Faktors Nahrungsqualität wurden einleitend Futterwahlversuche durchgeführt. Sie sollten die Frage klären, ob *Nemurella pictetii* zwischen qualitativ unterschiedlichen Futterarten gezielt wählen kann. Dazu kamen in sechs Versuchen unterschiedliche Nahrungsarten und Kombinationen zum Einsatz.

2.1.2 Material und Methoden

Die für diese Versuche benutzten Futterwahl-Versuchseinheiten befanden sich in einem Wasserbad (12 °C) unter Langtagbedingungen in den lichtdichten Einheiten der Durchfluss-Versuchsanlage. Die zu testenden Futterarten wurden im gleichen Abstand zueinander angeordnet. Dabei erfolgte sowohl die Verteilung der Futterarten als auch die Zuordnung der Larven zu den einzelnen Replikaten mit Hilfe von Zufallszahlen. Pro Versuchseinheit wurden jeweils 20 Tiere gleicher Größe verwendet. Abbildung 19 zeigt exemplarisch die Größenverteilungen der Larven innerhalb und zwischen den Replikaten anhand des Versuchs ‘Breite Auswahl an unterschiedlichen Futterarten’ (siehe unten). Die Larven waren im Vorfeld der Versuche 1½ Tage ohne Futter gehältert worden. Sie wurden in das Rohr in der Mitte der Versuchseinheit überführt und nach ca. 20 - 30 Minuten freigegeben. Nähere Informationen über den Versuchsaufbau und die Versuchsbedingungen finden sich in Tabelle 25.

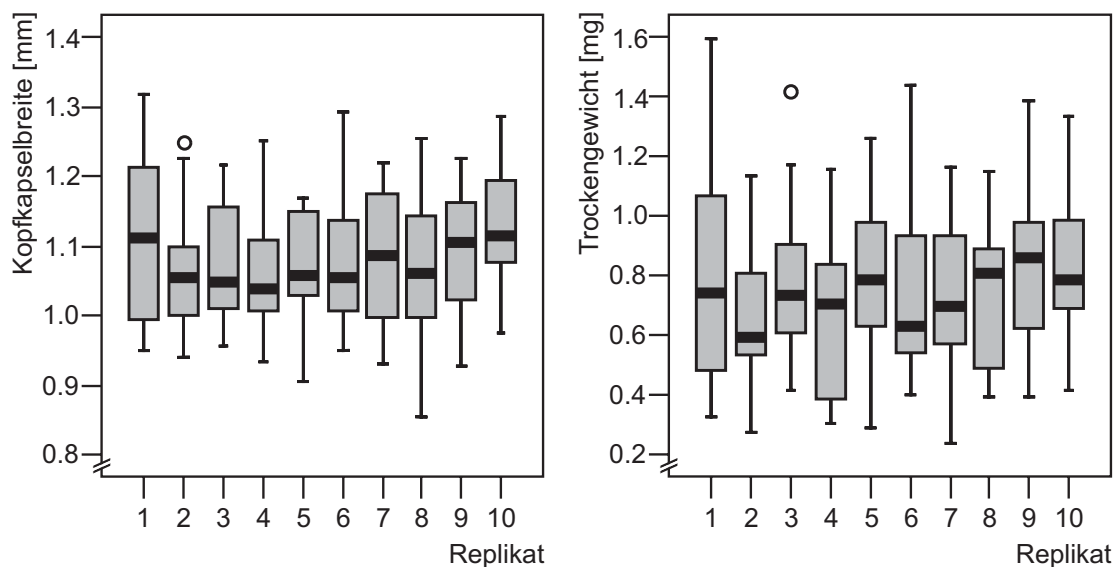


Abbildung 19: Kopfkapselbreiten und Trockengewichte der Larven des Futterwahlversuchs ‘Breite Auswahl an unterschiedlichen Futterarten’.

Tabelle 25: Versuchsaufbau und Versuchsbedingungen der Futterwahlversuche.

Faktorstufen	abhängige Variable	Versuchsaufbau
Nahrungsqualität (in absteigender Reihenfolge) - tierische Nahrung (<i>Gammarus spec.</i>) - Biofilm (verschiedene Expositionszeiten) - Grünalge (<i>Spirogyra spec.</i>) - Erlenblätter (verschiedene Konditionierungsgrade) - Leer-Kontrolle, Zeit	Anzahl der Larven	Dauer: 24 h, Temperatur: 12 °C, Photoperiodik: 16:08, Durchfluss-Versuchsanlage, Versuchseinheit: Nr. 1, Larvenherkunft: Btb, Larvenanzahl pro Versuchseinheit: 20

Die Auszählung der Larven, die direkt auf den Kacheln bzw. der Nahrung saßen, erfolgte in regelmäßigen Zeitabständen. Insgesamt wurden innerhalb von 24 Stunden 13 Zählungen vorgenommen. Bei den Versuchen C und E (siehe Tabelle 27) wurde zusätzlich die Zahl der Larven pro Futterart nach acht Stunden bestimmt. Anfangs fanden die Zählungen jede fünfte Minute, im weiteren Verlauf der Experimente in größeren Zeitabständen statt (Tabelle 26). Die im Text des Ergebnisteils verwendeten ganzzahligen Prozentangaben beziehen sich auf die Gesamtlarvenzahl aller Nahrungsqualität-Treatments (= 100 %).

Tabelle 26: Zeitpunkte der einzelnen Zählungen während der Futterwahlversuche.

00:05	00:10	00:15	00:20	00:30	00:40	01:00
01:30	02:00	03:00	04:00	06:00	08:00	24:00

Die eingesetzten Nahrungsarten Biofilm und Erlenblatt wurden bereits in den entsprechenden Abschnitten des Kapitels Methodenübersicht beschrieben. Von diesen beiden Futterarten wurden jeweils unterschiedlich alte (verschieden lange exponierte bzw. konditionierte) Futterqualitäten benutzt. Bei der Futterart Grünalge handelte es sich um eine fädige Art der Gattung *Spirogyra* (Klasse Jochalgen). Sie bildet eine dichte, stark verwobene, watteartige Struktur. Als tierische Nahrung fanden große Exemplare der Gattung *Gammarus* Verwendung. Sie wurden vor Versuchsbeginn abgetötet (kurz überbrüht) und – um besser von den Larven aufgeschlossen werden zu können – zerkleinert. Als Kontrollen wurden bei den Experimenten mit Biofilm-Faktorstufen leere Tonkacheln (Leer-Kontrolle) verwendet. Für die Versuche B bis D (siehe unten), in denen unterschiedlich lang konditionierte Erlenblätter angeboten wurden, dienten einen Tag in Bachwasser exponierte Blätter als Kontrolle. Die Art der unterschiedlichen Futterqualitäts-Faktorstufen (im Folgenden auch kurz Futterarten genannt) und deren Kombination wird aus Tabelle 27 ersichtlich.

Tabelle 27: Eingesetzte Futterarten der einzelnen Futterwahlversuche (Anzahl = Anzahl der Nahrungsqualität-Treatments je Versuch).

Nr	Versuch	Anzahl	Näheres
A	Erlenblätter – fünf Kondition.-Stadien	5	Alter der Erlenblätter in Tagen: 44, 30, 15, 8, 1
B	Erlenblätter – drei Kondition.-Stadien I	3	Alter der Erlenblätter in Tagen: 44, 16, 1
C	Erlenblätter – drei Kondition.-Stadien II	3	Alter der Erlenblätter in Tagen: 54, 24, 1
D	Breite Auswahl an unterschiedlichen Futterarten	5	<i>Gammarus</i> , <i>Spirogyra</i> , Erlenblatt (3 Wochen), Biofilm (6 ½ Wochen), Leer-Kontrolle
E	Biofilm – Erlenblatt-Vergleich	3	Biofilm (51 Tage), Erlenblatt (30 Tage), Leer-Kontrolle
F	Biofilme – fünf Altersstadien	5	Alter der Biofilme in Wochen: 12, 9, 6, 3, 0

Die Versuche berücksichtigen neben dem Einfluss der Futterart auch einen möglichen Einfluss der Versuchszeit (Zeit). Da bei dieser Art von Experimenten sowohl die Futterart als auch die Zeit-Faktorstufen nicht unabhängig voneinander sind (ROA 1992, BORTZ 1999), wurde für die statistische Auswertung ein verteilungsfreier Test gewählt. Zur Anwendung kam eine parameterfreie „Rangvarianzanalyse mit Datenalignment“ (BORTZ et al. 2000). Beim Alignment werden die Daten vor der Durchführung der Rangvarianzanalyse (H-Test) für einen speziellen Effekt hinsichtlich anderer möglicher Effekte (außer den Fehlereffekten) bereinigt (ausführliche Darstellung in BORTZ et al. 2000).

In der Auswertung wurden nur die Tiere berücksichtigt, die sich auf einer der angebotenen Futterarten befanden. Es ergaben sich korrigierte H-Werte für den Faktor Futterqualität, den Faktor Zeit und die Interaktion Futterqualität \times Zeit.

Konnte ein signifikanter Einfluss der Futterqualität auf die Anzahl der Larven festgestellt werden, wurden anschließend differenzielle Tests in Form von Einzelvergleichen (Kontrastvergleichen) durchgeführt. Hierfür kam ein Test nach CONOVER (zitiert in BORTZ et al. 2000) zum Einsatz. Zuvor musste allerdings geprüft werden, ob die Stichproben der Futterfaktorstufen homomer verteilt sind, d. h., ob die Stichproben Verteilungen des gleichen Typs besitzen. Diese Voraussetzung wurde mit dem FRIEDMAN-Test (Dispersionsvergleich, zitiert in BORTZ et al. 2000) überprüft.

Die Analyse des Faktors Zeit erfolgte auf die gleiche Weise. Auf eine Auflistung aller möglicher Einzelvergleiche des Zeitfaktors wurde jedoch verzichtet. Beispielsweise hätten sich bei 13 Messungen 78 mögliche Kombinationen ergeben. Das erschien wenig übersichtlich und für die Fragestellung des Versuchs nicht ausschlaggebend. Stattdessen wurden gezielt Einzelvergleiche zu drei Zeitpunkten des Experimentes (40 min, 4 h und 24 h) betrachtet.

Darüber hinaus veranschaulichen Grafiken die Zusammenhänge. Für jeden Versuch und für jede Nahrungsqualitäts-Faktorstufe werden Boxplotdiagramme dargestellt, die den zeitlichen Verlauf der Fraßaktivität von *N. pictetii* wiedergeben. Um dabei jedoch die Lesbarkeit der Grafiken zu erhalten, musste die Zeitachse vor dem letzten Messwert (24 h) unterbrochen werden.

2.1.3 Ergebnisse

Allgemein lässt sich feststellen, dass die Gesamtzahl der Tiere, die sich während der Versuche auf dem Futter befanden, sehr hoch war und beispielsweise nach vier Stunden im Mittel aller Versuche 71 % (Minimum 61 %, Maximum 94 %) betrug. Am Versuchsbeginn ist in den Experimenten eine gewisse Startphase zu erkennen. Sie dauerte ca. 20 bis 30 Minuten. Im Folgenden werden die Ergebnisse der Futterwahlversuche einzeln besprochen.

A) Erlenblätter – fünf Konditionierungsstadien

Tabelle 28 gibt einen Überblick über die Mittelwerte und Standardabweichungen der untersuchten Variable Anzahl der Larven. Auf den ersten Blick fällt keine der angebotenen Futterarten durch einen besonders hohen Zuspruch auf. Lediglich die Faktorstufe, welche die Kontrolle darstellte, wies eine geringere Anzahl an Tieren auf.

Tabelle 28: Statistische Kenngrößen des Futterwahlversuchs 'Erlenblätter – fünf Konditionierungsstadien', abhängige Variable: Anzahl der Larven. $n = 8$ (Konditionierungsstadium = Konditionierungsdauer in Tagen).

Zeit	44 Tage		30 Tage		15 Tage		8 Tage		1 Tag	
	\bar{x}_1	s_1	\bar{x}_2	s_2	\bar{x}_3	s_3	\bar{x}_4	s_4	\bar{x}_5	s_5
00:05	1.50	1.20	1.38	0.92	1.13	0.64	1.50	1.20	1.00	1.20
00:10	1.63	1.41	2.13	1.64	2.25	1.39	2.25	0.89	1.13	1.36
00:15	2.25	1.83	2.38	2.00	3.13	1.89	2.88	0.64	1.25	1.28
00:20	2.38	1.51	2.63	1.77	3.38	2.13	3.25	1.16	1.50	1.41
00:30	2.50	1.60	3.13	1.36	3.88	2.30	3.63	1.30	0.88	0.99
00:40	2.38	1.19	3.50	1.77	3.75	2.43	3.63	1.92	0.75	0.89
01:00	2.88	1.64	4.00	2.14	3.63	2.26	4.50	2.00	0.63	0.74
01:30	2.63	1.41	3.88	1.81	3.63	2.00	5.13	1.73	0.50	0.76
02:00	3.00	1.60	3.88	1.73	3.88	1.96	4.88	1.81	0.63	0.74
03:00	4.00	1.85	3.63	1.60	3.38	1.92	4.38	1.51	0.50	0.76
04:00	5.00	2.07	3.25	2.38	3.13	2.03	4.25	1.28	0.25	0.46
06:00	5.25	2.31	3.13	2.42	3.00	1.51	4.00	1.31	0.88	1.73
24:00	4.88	1.73	3.63	2.07	2.25	1.49	2.38	2.45	0.50	0.76

Tabelle 29 enthält die Ergebnisse der statistischen Analyse für die beiden Faktoren und deren Interaktion. Die durchgeführte Rangvarianzanalyse für den Faktor Futterqualität erbrachte zwar ein hoch signifikantes Resultat, aber – wie die Einzelvergleiche in Tabelle 30 (links) zeigen – ist das ausschließlich auf die Kontrolle zurückzuführen. Lediglich diese Faktorstufe mit den \pm unkonditionierten, nur einen Tag in Bachwasser exponierten Erlenblättern, zeigte in Bezug auf die Anzahl der Larven pro Futterqualität gegenüber den restlichen Blattqualitäten statistisch bedeutsame Unterschiede. Sie wurde von *Nemurella pictetii* nicht angenommen. Im Mittel befanden sich lediglich 6.6 % der Larven an diesen Erlenblättern. Die Larven bevorzugten die konditionierten Erlenblätter gegenüber der Kontrolle. Signifikante Unterschiede in der Attraktivität der ungleich lange konditionierten Erlenblätter waren nicht nachweisbar. Ähnliches gilt für den Faktor Zeit. Auch hier traten für die drei betrachteten Messzeitpunkte keine signifikanten Unterschiede in der Anzahl der Larven auf. Eine Übersicht der Fraßaktivitäten an den verschiedenen Blattqualitäten findet sich in Abbildung 20.

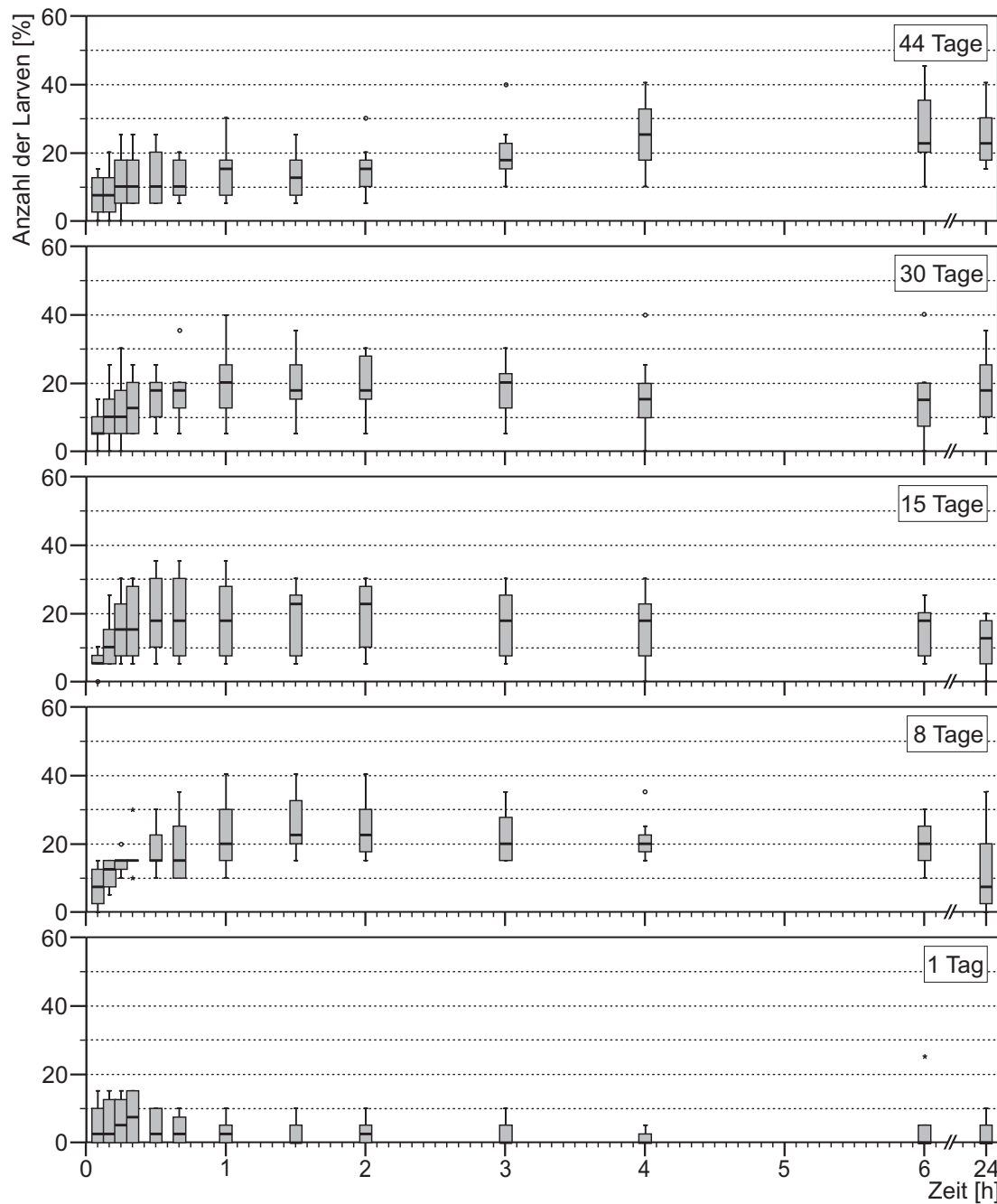


Abbildung 20: Zeitlicher Verlauf der Fraßaktivitäten von *Nemurella pictetii* beim Futterwahlversuch 'Erlenblätter – fünf Konditionierungsstadien', $n = 8$ (Konditionierungsstadium = Konditionierungsdauer in Tagen), 20 Larven pro Versuchseinheit.

Tabelle 29: Rangvarianzanalyse mit Datenalignment des Futterwahlversuchs 'Erlenblätter – fünf Konditionierungsstadien'.

Quelle der Variation	$H_{(\text{corr})}$	df	p
Futterqualität	15.615	4	< 0.01
Zeit	120.987	12	< 0.001
Futterqualität \times Zeit	137.361	48	< 0.001

Tabelle 30: Einzelvergleiche nach CONOVER des Futterwahlversuchs 'Erlenblätter – fünf Konditionierungsstadien'. Analysiert wurden die Faktoren Futterqualität (links) und Zeit (rechts), angegeben sind die Signifikanzwerte.

	44 Tage	30 Tage	15 Tage	8 Tage		4:00	24:00
1 Tag	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.001	0:40	n.s.	n.s.
					4:00	-	n.s.

B) Erlenblätter – drei Konditionierungsstadien I

Im Hinblick auf die Resultate des vorhergehenden Versuchs wurde die Zahl der Futter-Faktorstufen reduziert, um eventuelle Unterschiede in ihrer Attraktivität für *Nemurella pictetii*-Larven leichter nachweisen zu können. Tabelle 31 enthält die Ergebnisse des Versuchs in Form von Mittelwerten und Standardabweichungen.

Tabelle 31: Statistische Kenngrößen des Futterwahlversuchs 'Erlenblätter – drei Konditionierungsstadien I', abhängige Variable: Anzahl der Larven. $n = 8$ (Konditionierungsstadium = Konditionierungsdauer in Tagen).

Zeit	44 Tage		16 Tage		1 Tag	
	\bar{x}_1	s_1	\bar{x}_2	s_2	\bar{x}_3	s_3
00:05	0.25	0.46	0.50	1.07	0.00	0.00
00:10	0.63	0.74	0.75	1.75	0.00	0.00
00:15	1.00	1.31	0.88	1.73	0.13	0.35
00:20	1.25	1.28	1.00	1.69	0.50	0.76
00:30	1.88	1.36	1.25	1.67	0.38	0.74
00:40	2.00	1.60	1.50	1.60	1.00	0.93
01:00	3.13	1.13	2.50	2.73	1.13	0.83
01:30	4.75	1.83	2.75	2.12	1.50	0.53
02:00	5.13	1.46	3.13	2.30	1.88	0.99
03:00	6.25	1.91	4.75	3.20	1.00	1.20
04:00	6.88	1.81	4.50	3.38	1.25	1.04
06:00	7.88	2.30	6.00	3.12	1.25	1.04
24:00	8.25	2.76	6.63	2.83	0.88	0.83

Die durchgeführten Rangvarianzanalysen ergaben für beide Faktoren und deren Interaktion höchst signifikante Unterschiede in Bezug auf die Anzahl der Larven. Die je drei Paarvergleiche der Futterqualitäts- bzw. der Zeit-Faktorstufen erbrachten in allen Fällen bedeutende Unterschiede (Tabelle 33). Länger konditionierte Blätter wurden deutlich gegenüber kürzer konditionierten Blättern bevorzugt und im Versuchsverlauf kam es zu einer Zunahme der Anzahl der Larven auf den Blättern (siehe auch Abbildung 21). Diese Verhältnisse stellen sich als prozentuale Werte folgendermaßen dar. Auf den 44 Tage konditionierten Erlenblättern befanden sich im Versuchsverlauf 44, 54 und 52 % aller Larven, während an den 16 Tage konditionierten Blättern nur 33, 36 und 42 % der Larven fraßen. Die Kontrolle (1 Tag alte Erlenblätter) wies die geringste Larvenmenge auf (22, 10, 6 %).

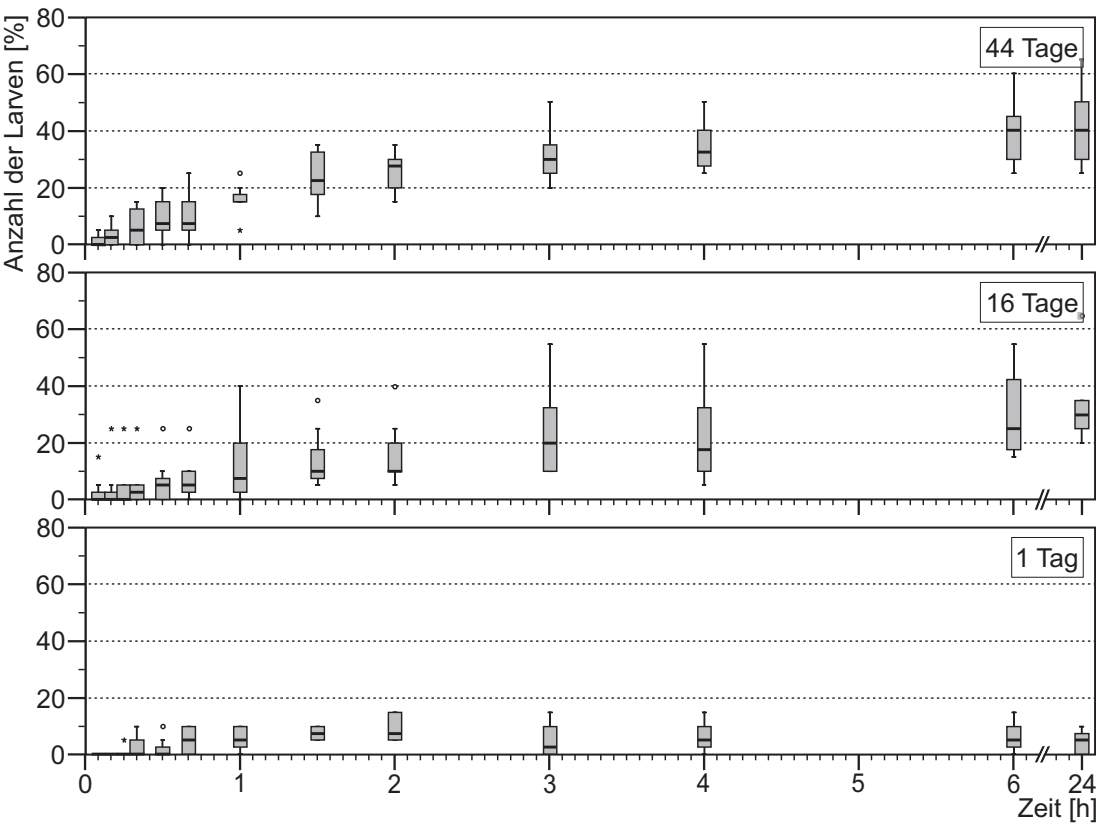


Abbildung 21: Zeitlicher Verlauf der Fraßaktivitäten von *Nemurella pictetii* beim Futterwahlversuch ‘Erlenblätter – drei Konditionierungsstadien I’, $n = 8$ (Konditionierungsstadium = Konditionierungsdauer in Tagen), 20 Larven pro Versuchseinheit.

Tabelle 32: Rangvarianzanalyse mit Datenalignment des Futterwahlversuchs ‘Erlenblätter – drei Konditionierungsstadien I’.

Quelle der Variation	$H_{(corr)}$	df	p
Futterqualität	15.976	2	< 0.001
Zeit	250.147	13	< 0.001
Futterqualität \times Zeit	170.135	24	< 0.001

Tabelle 33: Einzelvergleiche nach CONOVER des Futterwahlversuchs ‘Erlenblätter – drei Konditionierungsstadien I’. Analysiert wurden die Faktoren Futterqualität (links) und Zeit (rechts), angegeben sind die Signifikanzwerte.

	44 Tage	16 Tage		4:00	24:00
1 Tag	< 0.001	< 0.001	0:40	< 0.001	< 0.001
16 Tage	< 0.001	-	4:00	-	< 0.001

C) Erlenblätter – drei Konditionierungsstadien II

Auch bei diesem Experiment kamen drei Erlenblatt-Faktorstufen zum Einsatz. Die Futterarten unterschieden sich aber im Vergleich zum vorangegangenen Versuch durch einen größeren Abstand in der Konditionierungsdauer zueinander. Auf diese Weise sollte geprüft werden, ob auch sehr lang konditionierte Erlenblätter (über sieben Wochen) noch von den Larven angenommen werden. Die Ergebnisse der Untersuchung sind in Tabelle 34 in Form von statistischen Kenngrößen aufgeführt.

Tabelle 34: Statistische Kenngrößen des Futterwahlversuchs 'Erlenblätter – drei Konditionierungsstadien II', abhängige Variable: Anzahl der Larven, $n = 10$ (Konditionierungsstadium = Konditionierungsdauer in Tagen).

Zeit	54 Tage		24 Tage		1 Tag	
	\bar{x}_1	s_1	\bar{x}_2	s_2	\bar{x}_3	s_3
00:05	1.90	1.73	2.20	1.62	0.60	0.84
00:10	2.60	2.22	2.30	1.34	0.70	0.48
00:15	3.10	2.33	2.50	1.27	1.00	0.82
00:20	3.80	2.30	2.20	1.03	1.20	1.03
00:30	4.30	2.67	3.50	1.78	0.70	0.82
00:40	4.60	2.59	3.60	1.65	1.00	0.82
01:00	4.90	2.60	4.10	1.52	0.80	0.79
01:30	5.50	2.07	4.40	2.59	0.70	0.95
02:00	5.40	2.41	4.20	1.62	0.60	0.52
03:00	5.60	1.51	5.20	1.40	0.00	0.00
04:00	6.30	2.21	5.30	2.00	0.50	0.71
06:00	6.60	2.59	5.70	2.26	0.00	0.00
08:00	6.50	1.27	5.80	2.25	0.10	0.32
24:00	4.70	2.11	6.20	3.12	0.30	0.48

Tabelle 35 gibt die Resultate der Rangvarianzanalyse wieder. Es konnten für die Faktorstufen beider Faktoren und deren Interaktion höchst signifikante Unterschiede in der Anzahl der Larven nachgewiesen werden. Während die Einzelvergleiche (Tabelle 36) für den Faktor Futterqualität höchst signifikante Unterschiede in der Anzahl der Larven zwischen allen Faktorstufen nachwiesen, galt das nicht für den Faktor Zeit. Bei ihm konnten statistisch bedeutsame Unterschiede nur zwischen dem ersten und den beiden anderen Messzeitpunkten festgestellt werden.

Tabelle 35: Rangvarianzanalyse mit Datenalignement des Futterwahlversuchs 'Erlenblätter – drei Konditionierungsstadien II'.

Quelle der Variation	$H_{(\text{corr})}$	df	p
Futterqualität	19.892	2	< 0.001
Zeit	119.756	13	< 0.001
Futterqualität \times Zeit	129.200	26	< 0.001

Tabelle 36: Einzelvergleiche nach CONOVER des Futterwahlversuchs 'Erlenblätter – drei Konditionierungsstadien II'. Analysiert wurden die Faktoren Futterqualität (links) und Zeit (rechts), angegeben sind die Signifikanzwerte.

	54 Tage	24 Tage		4:00	24:00
1 Tag	< 0.001	< 0.001	0:40	< 0.01	< 0.05
24 Tage	< 0.01	-	4:00	-	n.s.

Konditionierte Erlenblätter wurden gegenüber der Kontrolle höchst signifikant bevorzugt. Zwischen den einzelnen Konditionierungsstadien ist die Futterpräferenz etwas weniger stark ausgeprägt ($p < 0.01$). Dabei wiesen die länger konditionierten Erlenblätter höhere Larvenzahlen auf (siehe auch Abbildung 22). Während des Versuchs kam es in der Faktorstufe mit den 24 Tage konditionierten Erlenblättern zu einer Zunahme der Anzahl der Larven von 39 über 44 auf 55 %. In der Faktorstufe '54 Tage' ging hingegen die Larvenzahl nach einem Anstieg von 50 auf 52 % nach vier Stunden auf 42 % am Versuchsende zurück. Auf der Kontrollkachel befanden sich elf, vier bzw. drei Prozent aller Tiere.

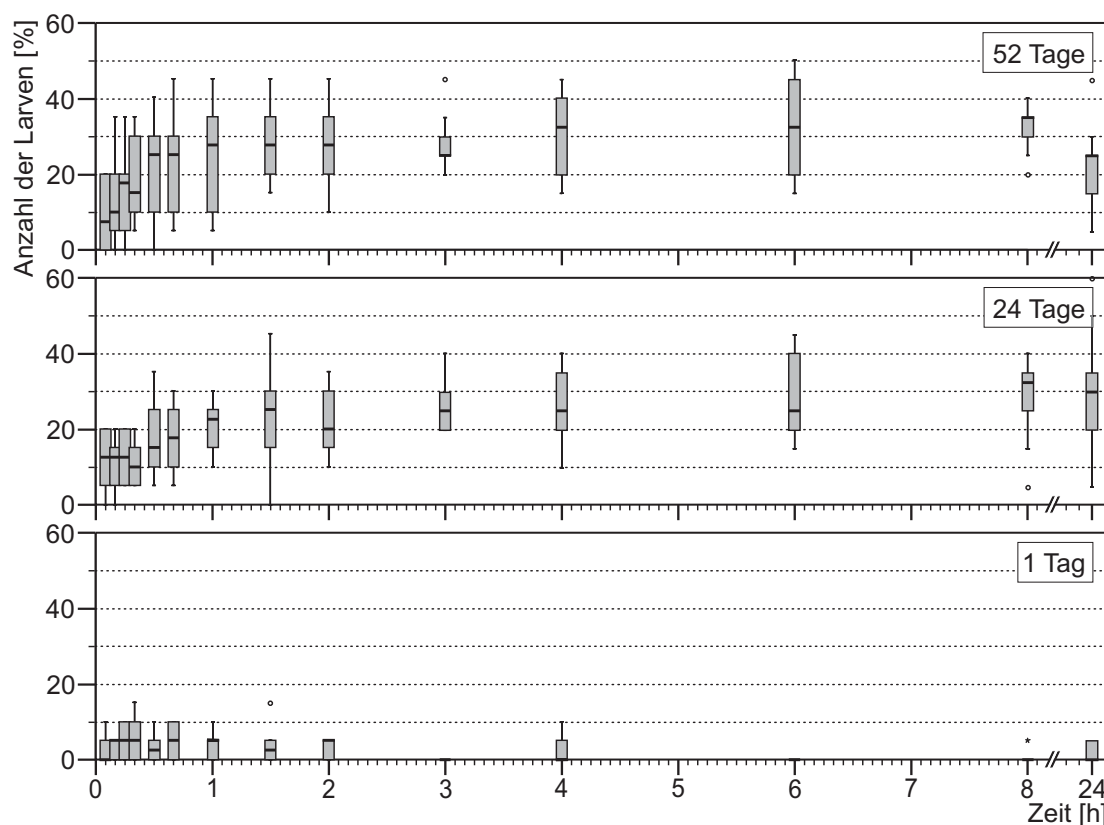


Abbildung 22: Zeitlicher Verlauf der Fraßaktivitäten von *Nemurella pictetii* beim Futterwahlversuch 'Erlenblätter – drei Konditionierungsstadien II', $n = 10$ (Konditionierungsstadium = Konditionierungsdauer in Tagen), 20 Larven pro Versuchseinheit.

D) Breite Auswahl an unterschiedlichen Futterarten

In diesem Versuch standen den Larven fünf qualitativ sehr verschiedene Futterarten zur Verfügung. Es zeigten sich deutliche Unterschiede in der Anzahl der Larven, die zu einer bestimmten Zeit an einer der Futterarten fraßen (Tabelle 37).

Tabelle 37: Statistische Kenngrößen des Futterwahlversuchs 'Breite Auswahl an unterschiedlichen Futterarten', abhängige Variable: Anzahl der Larven, $n = 9$.

Zeit	Gammarus		Biofilm		Spirogyra		Erlenblatt		Leer-Kontrolle	
	\bar{x}_1	s_1	\bar{x}_2	s_2	\bar{x}_3	s_3	\bar{x}_2	s_4	\bar{x}_5	s_5
00:05	1.44	0.88	6.33	1.73	1.33	1.22	1.44	0.88	1.00	1.00
00:10	1.56	1.67	7.56	1.67	0.78	1.30	0.89	1.05	0.67	0.50
00:15	1.56	1.24	9.56	1.59	1.00	1.66	1.00	1.00	0.56	0.53
00:20	1.33	1.32	9.78	2.39	1.11	1.76	1.00	1.32	0.22	0.44
00:30	1.33	1.73	10.00	1.94	1.78	1.48	0.89	0.60	0.56	0.53
00:40	1.22	1.72	12.56	2.35	1.33	1.66	0.67	0.87	0.11	0.33
01:00	1.00	1.00	10.78	2.99	1.22	1.64	1.00	0.87	0.22	0.44
01:30	0.89	0.93	10.56	2.96	1.67	1.50	1.11	1.17	0.22	0.44
02:00	1.00	1.12	10.33	3.28	1.33	2.06	1.22	0.44	0.33	0.71
03:00	1.33	0.71	8.67	2.24	1.44	2.19	1.56	1.01	1.00	0.87
04:00	1.33	0.87	8.22	2.99	2.33	1.41	1.22	1.09	0.22	0.44
06:00	1.89	1.27	7.33	3.57	2.67	1.80	1.22	1.09	0.44	0.73
24:00	1.33	1.22	3.56	1.33	1.78	1.39	1.78	1.30	0.67	1.32

In Tabelle 38 sind die Ergebnisse der statistischen Auswertung aufgeführt. Beide Faktoren sowie deren Interaktion hatten einen höchst signifikanten Einfluss auf die Zahl der Larven an den Futterarten. Tabelle 39 (links) gibt die Ergebnisse der durchgeführten Einzelvergleiche für den Faktor Futterqualität wieder. Die Biofilm-Faktorstufe unterschied sich von allen anderen Faktorstufen auf dem $\alpha = 0.001$ -Niveau. Weitere statistisch relevante Unterschiede waren zwischen der Kontrolle und den vier Futterarten nachweisbar. Die Resultate der Einzelvergleiche des Zeit-Faktors sind in Tabelle 39 (rechts) aufgeführt. Alle drei Kombinationen wiesen hoch bzw. höchst signifikante Unterschiede in der Anzahl der Larven zu den verschiedenen Messzeitpunkten auf.

In der Abbildung 23 ist deutlich die starke Bevorzugung der Biofilm-Nahrung gegenüber den restlichen getesteten Futterqualitäten erkennbar. Die Larvenzahlen reduzierten sich während des Versuchs zwar von 79 % nach 40 Minuten über 62 % nach vier Stunden auf 39 % am Versuchsende. Die klare Bevorzugung des Biofilms gegenüber den restlichen Futterarten blieb aber während des gesamten Experimentes erhalten. An den Erlenblättern fraßen einerseits deutlich weniger Tiere, andererseits kam es zu einer geringen Zunahme der Larvenzahlen während des Versuchs (4, 9, 20 % an den drei Messzeitpunkten). Ähnliche Dichten herrschten an den beiden restlichen Futterarten. Die tierische Nahrung wurde im Versuchsverlauf von acht, zehn bzw. 15 %, die Grünalge *Spirogyra* von acht, 18 bzw. 20 % der Larven aufgesucht. Die Kontroll-Kachel frequentierten die Larven so gut wie nie (1, 2, 7 %).

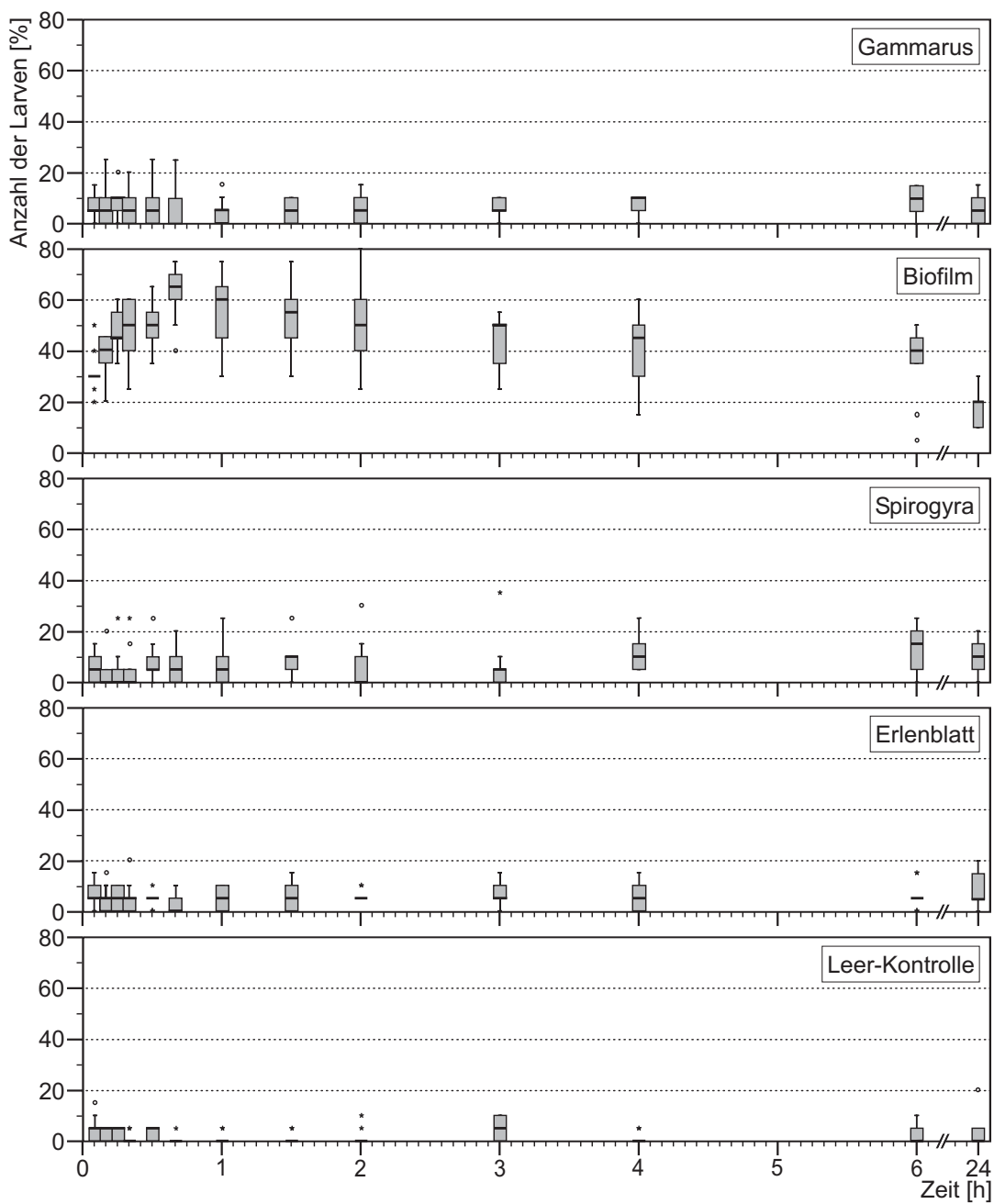


Abbildung 23: Zeitlicher Verlauf der Fraßaktivitäten von *Nemurella pictetii* beim Futterwahlversuch ‘Breite Auswahl an unterschiedlichen Futterarten’, $n = 9$, 20 Larven pro Versuchseinheit.

Tabelle 38: Rangvarianzanalyse mit Datenalignment des Futterwahlversuchs ‘Breite Auswahl an unterschiedlichen Futterarten’.

Quelle der Variation	$H_{(corr)}$	df	p
Futterqualität	28.882	4	< 0.001
Zeit	54.620	12	< 0.001
Futterqualität \times Zeit	104.401	48	< 0.001

Tabelle 39: Einzelvergleiche nach CONOVER des Futterwahlversuchs 'Breite Auswahl an unterschiedlichen Futterarten'. Analysiert wurden die Faktoren Futterqualität (links) und Zeit (rechts), angegeben sind die Signifikanzwerte.

	Gammarus	Biofilm	Spirogyra	Erlenblatt		4:00	24:00
Leer-Kontrolle	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.01	0:40	< 0.01	< 0.001
Biofilm	< 0.001	-	< 0.001	< 0.001	4:00	-	< 0.01

E) Biofilm – Erlenblatt-Vergleich

Dieser Versuch betrachtete das Wahlverhalten von *N. pictetii* bei zwei angebotenen Futterarten (Biofilm, Erlenblatt) und einer Kontrolle (leere Kachel). Tabelle 40 gibt einen Überblick der statistischen Kenngrößen.

Tabelle 40: Statistische Kenngrößen des Futterwahlversuchs 'Biofilm – Erlenblatt-Vergleich', abhängige Variable: Anzahl der Larven, $n = 7$.

	Biofilm		Erlenblatt		Leer-Kontrolle	
	\bar{x}_1	s_1	\bar{x}_2	s_2	\bar{x}_3	s_3
00:05	2.71	1.80	1.86	1.07	0.29	0.49
00:10	4.00	1.73	3.00	1.83	0.14	0.38
00:15	5.29	2.43	2.86	1.68	0.57	0.79
00:20	6.71	2.36	3.71	2.06	0.29	0.49
00:30	7.71	3.04	4.43	1.40	0.00	0.00
00:40	8.00	2.77	5.00	1.63	0.00	0.00
01:00	8.57	2.76	5.14	1.46	0.14	0.38
01:30	9.86	2.41	4.86	2.04	0.14	0.38
02:00	10.57	3.41	4.43	2.07	0.14	0.38
03:00	9.71	3.95	3.57	2.44	0.00	0.00
04:00	9.29	4.99	3.43	2.44	0.00	0.00
06:00	9.86	2.73	3.43	1.90	0.00	0.00
08:00	10.71	3.45	3.43	2.30	0.14	0.38
24:00	12.29	3.68	2.29	1.60	0.00	0.00

Im Vergleich zu den Erlenblättern bevorzugten die Tiere den Biofilm. Das drückte sich auch im Ergebnis der statistischen Analyse aus. Weiterhin zeigte sich ein deutlicher Einfluss der Zeit und der Interaktion aus Futterqualität und Zeit auf die Anzahl der Larven (Tabelle 41).

Tabelle 41: Rangvarianzanalyse mit Datenalignment des Futterwahlversuchs 'Biofilm – Erlenblatt-Vergleich'.

Quelle der Variation	$H_{(\text{corr})}$	df	p
Futterqualität	17.143	2	< 0.001
Zeit	111.466	13	< 0.001
Futterqualität \times Zeit	115.991	26	< 0.001

Tabelle 42: Einzelvergleiche nach CONOVER des Futterwahlversuchs 'Biofilm – Erlenblatt-Vergleich'. Analysiert wurden die Faktoren Futterqualität (links) und Zeit (rechts), angegeben sind die Signifikanzwerte.

	Biofilm	Erlenblatt		4:00	24:00
Leer-Kontrolle	< 0.001	< 0.001	0:40	n.s.	n.s.
Biofilm	-	< 0.01	4:00	-	n.s.

Die Einzelvergleiche der Nahrungsqualitäts-Faktorstufen ergaben neben den höchst signifikanten Unterschieden zwischen der Kontrolle und den Treatments Biofilm und Erlenblatt einen hoch signifikanten Unterschied der Larvenanzahl zwischen diesen beiden Futterarten (Tabelle 42, links).

Ein Einfluss der Zeit auf die untersuchte Variable an den drei Messzeitpunkten konnte nicht nachgewiesen werden (Tabelle 42, rechts). Während in der Biofilm-Faktorstufe ein Anstieg der Larvenzahl während des Experimentes von 62 über 73 auf 84 % erkennbar war, nahm die Anzahl der Tiere in der Erlenblatt-Faktorstufe kontinuierlich ab (38, 27, 16 %). Auf der Kontrolle befanden sich keine Tiere. In Abbildung 24 werden die eben beschriebenen Verhältnisse noch einmal mit Hilfe von Boxplots veranschaulicht.

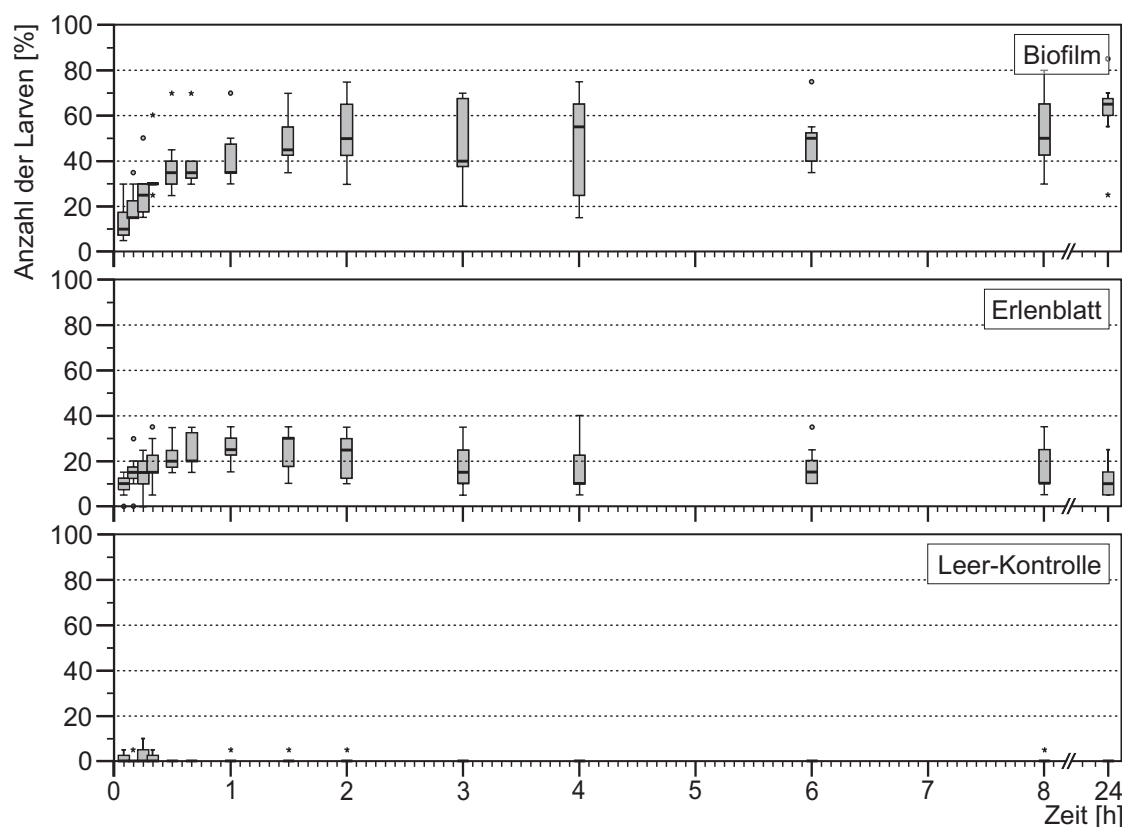


Abbildung 24: Zeitlicher Verlauf der Fraßaktivitäten von *Nemurella pictetii* beim Futterwahlversuch 'Biofilm – Erlenblatt-Vergleich', $n = 7$, 20 Larven pro Versuchseinheit.

F) Biofilme – fünf Altersstadien

Aufgabe dieses Versuchs war es, mögliche Unterschiede in der Attraktivität unterschiedlich alter Biofilme zu analysieren. Die Mittelwerte und Standardabweichungen der vier eingesetzten Biofilme und der Leer-Kontrolle sind in Tabelle 43 aufgeführt.

Tabelle 43: Statistische Kenngrößen des Futterwahlversuchs ‘Biofilme – fünf Altersstadien’, abhängige Variable: Anzahl der Larven. $n = 8$ (Altersstadium = Expositionsdauer in Wochen).

Zeit	12 Wochen		9 Wochen		6 Wochen		3 Wochen		Leer-Kontrolle	
	\bar{x}_1	s_1	\bar{x}_2	s_2	\bar{x}_3	s_3	\bar{x}_4	s_4	\bar{x}_5	s_5
00:05	2.63	1.30	2.63	1.77	1.63	0.92	2.25	1.98	0.75	0.89
00:10	3.88	1.36	2.75	1.49	2.13	1.46	2.88	2.47	0.13	0.35
00:15	4.75	1.91	3.38	2.33	2.75	1.49	3.13	2.80	0.00	0.00
00:20	4.75	2.12	3.75	2.25	2.75	1.49	3.63	2.33	0.00	0.00
00:30	5.00	2.45	3.75	2.12	3.50	2.07	3.50	2.45	0.00	0.00
00:40	5.38	2.77	3.88	1.96	3.63	2.39	3.63	2.62	0.00	0.00
01:00	5.00	2.93	4.25	2.05	3.75	2.49	3.88	2.36	0.00	0.00
01:30	5.25	2.82	4.75	2.12	3.63	2.13	4.25	2.19	0.00	0.00
02:00	5.13	2.47	5.00	2.20	4.13	2.10	3.75	1.91	0.13	0.35
03:00	5.63	2.97	5.13	2.36	4.00	2.20	4.00	1.77	0.00	0.00
04:00	5.88	3.14	4.88	2.53	3.75	2.49	4.25	1.98	0.00	0.00
06:00	6.13	2.70	5.13	2.64	3.88	2.42	4.00	2.07	0.13	0.35
24:00	4.38	1.51	5.50	2.07	3.50	1.77	4.00	1.20	0.13	0.35

Die durchgeführte Rangvarianzanalyse erbrachte zwar für den Futterqualitäts-Faktor ein höchst signifikantes Resultat (Tabelle 44), Einzelvergleiche konnten aber aufgrund von Dispersionsunterschieden nicht durchgeführt werden. Aus der in Abbildung 25 aufgeführten Übersicht wird jedoch ersichtlich, dass im überwiegenden Maße die Leer-Kontrolle die Unterschiede in der Anzahl der Larven zwischen den Futterqualitäts-Faktorstufen hervorrief. Auf ihr befanden sich bis auf wenige Ausnahmen keine Larven. Dennoch war zwischen den vier Biofilm-Treatments ein leichter Trend erkennbar. Die Larven bevorzugten länger exponierte gegenüber kürzer exponierten Biofilmen leicht. In der Grafik ist weiterhin erkennbar, dass die Anzahl der Larven in allen Biofilm-Faktorstufen zwischen den drei Messzeitpunkten relativ konstant blieb.

Tabelle 44: Rangvarianzanalyse mit Datenalignement des Futterwahlversuchs ‘Biofilme – fünf Altersstadien’.

Quelle der Variation	$H_{(\text{corr})}$	df	p
Futterqualität	20.237	4	< 0.001
Zeit	164.729	12	< 0.001
Futterqualität \times Zeit	118.169	48	< 0.01

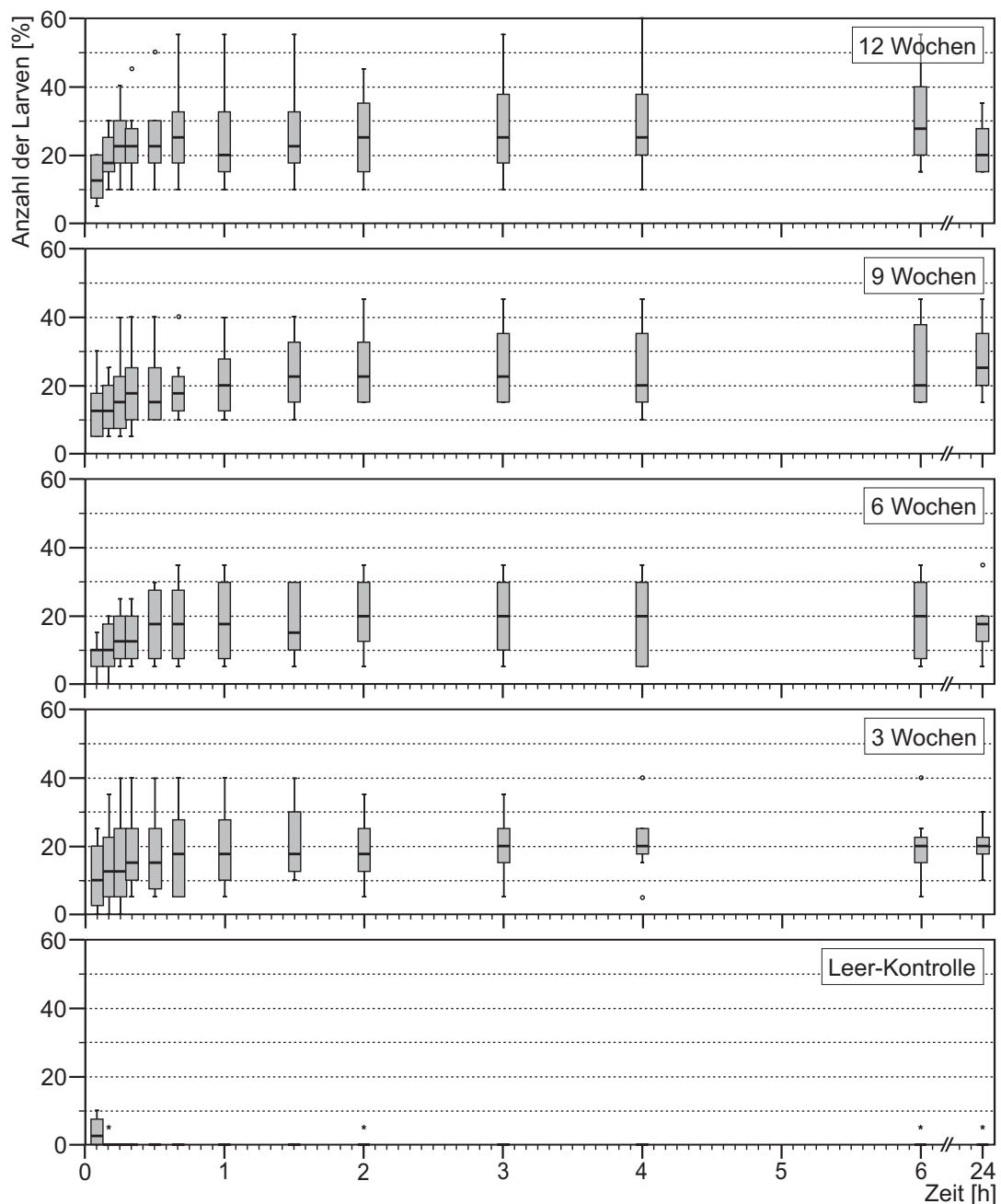


Abbildung 25: Zeitlicher Verlauf der Fraßaktivitäten von *Nemurella pictetii* beim Futterwahlversuch 'Biofilme – fünf Altersstadien', $n = 8$, (Altersstadium = Expositionsdauer in Wochen), 20 Larven pro Versuchseinheit.

2.1.4 Zusammenfassung

In diesen Experimenten konnte deutlich gezeigt werden, dass *Nemurella pictetii*-Larven in der Lage sind, zwischen unterschiedlichen Futterqualitäten zu wählen. Bei ausschließlicher Verfügbarkeit von Erlenblättern zeigten die Larven eine Präferenz hin zu länger konditionierten Blättern. Stand ihnen ein breites Angebot unterschiedlicher Futterarten – angefangen von konditionierten Erlenblättern über Grünalgen (*Spirogyra*) und Biofilm bis hin zu tierischer Kost (*Gammarus*) – zur Verfügung, wählten sie den Biofilm. Dieses Ergebnis konnte auch bei einem Angebot von nur zwei Futterarten (Biofilm und konditionierte Erlenblätter) bestätigt werden. Standen unterschiedlich lang exponierte Biofilme zur

Verfügung, war ein leichter Trend hin zu älteren Biofilmen erkennbar. Im Versuchsverlauf kam es in drei der sechs Experimente zwischen den drei Messzeitpunkten zu Unterschieden in der Fraßaktivität von *N. pictetii*. Während beim Versuch ‘Breite Auswahl an unterschiedlichen Futterarten’ eine Abnahme der Larvenzahl auf den einzelnen Futterarten zu beobachten war, nahm sie im Versuch ‘Erlenblätter – drei Konditionierungsstadien I’ im zeitlichen Verlauf zu. Der Versuch ‘Erlenblätter – drei Konditionierungsstadien II’ war durch ein Ansteigen der Larvenzahl nach vier Stunden im Vergleich zur Larvenzahl nach 40 Minuten gekennzeichnet. Danach konnten keine signifikanten Veränderungen mehr festgestellt werden.

2.2 Mittleres Wachstum und Futterqualität

2.2.1 Fragestellung

Die vorangegangenen Futterwahl-Experimente zeigten, dass *Nemurella pictetii*-Larven ihre Nahrung gezielt wählen und dabei hochwertiger Nahrung den Vorzug geben. Der folgende Versuch sollte nun prüfen, ob und wie gut sie hochwertige Nahrung (Biofilm) assimilieren können. Zu diesem Zweck wurden die am Versuchsende erreichten Kopfkapselbreiten, Trockengewichte und Stadien der Larven bzw. ihre Sterblichkeit mit denen einer anderen Gruppe verglichen, die mit minderwertigerer Nahrung (konditionierte Erlenblätter) gehältert wurde.

2.2.2 Material und Methoden

Die Zuordnung der Larven auf die zwei Treatments (je 75 Tiere) und eine Startstichprobe (50 Tiere) erfolgte zufällig. In einer Versuchseinheit befanden sich jeweils fünf Tiere. Eine Übersicht und zusätzliche Angaben zum Versuchsaufbau finden sich in Tabelle 45.

Tabelle 45: Versuchsaufbau und Versuchsbedingungen des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Futterqualität’.

Faktorstufen	abhängige Variablen	Versuchsaufbau
Futterqualität: niedrig, Futterqualität: hoch	Kopfkapselbreite am Versuchsende, Trockengewicht am Versuchsende, Larvenstadium am Versuchsende, Überlebensrate am Versuchsende	Dauer: 32 d, Temperatur: 12 °C, Photoperiodik: 16:08, Durchfluss-Versuchsanlage, Versuchseinheit: Nr. 3, Futterwechsel 1 × pro Woche, Larvenherkunft: Btb, Larvengröße - KKB bei Versuchs- beginn: $\bar{x} = 0.6258$ mm, Larvenanzahl pro Versuchseinheit: 5

Das Versuchsdesign bestand aus den zwei Futterqualitäts-Faktorstufen, an denen die abhängigen Variablen getestet wurden. Für die statistische Auswertung wurden im Falle der Kopfkapselbreiten und der Trockengewichte t-Tests für unabhängige Stichproben durchgeführt. Mögliche Unterschiede zwischen den Faktorstufen bei den erreichten Larvenstadien

am Versuchsende und bei der Überlebensrate wurden verteilungsfrei mit U-Tests geprüft. Alle Rohdaten waren vor der Auswertung aggregiert worden (siehe Pseudoreplikation, S. 33).

2.2.3 Ergebnisse

Tabelle 46 gibt einen Überblick über die Stichprobengröße sowie die Mittelwerte und Standardabweichungen der untersuchten Variablen in den zwei Treatments. Auf die Auf-führung der Daten für die Variable Larvenstadium am Versuchsende wurde aufgrund der in diesem Fall nur ordinalskalierten Daten verzichtet (hierzu siehe Abbildung 27).

Tabelle 46: Statistische Kenngrößen des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Futterqualität’.

Treatment	n	KKB [mm]		TG [mg]		Überlebensrate [%]	
		\bar{x}_1	s_1	\bar{x}_2	s_2	\bar{x}_3	s_3
Start	10	0.6258	0.0202	0.1091	0.0159	-	-
Erlenblatt	15	0.8299	0.0522	0.3309	0.5242	97.33	7.04
Biofilm	15	1.1033	0.0710	1.2096	0.1888	89.33	16.68

Der t-Test für unabhängige Stichproben ergab einen höchst signifikanten Unterschied in den Kopfkapselbreiten der Larven zwischen den beiden Faktorstufen (Tabelle 47, oben). Die Larven, denen als Nahrung Erlenblätter angeboten worden waren, zeigten ein deutlich geringeres Wachstum als die Vergleichsgruppe mit Biofilm-Nahrung. So betrug der Zu-nahmefaktor der Kopfkapselbreite der „Biofilm-Larven“ 1.8, jener der „Erlenblatt-Larven“ aber nur 1.3.

Tabelle 47: T-Tests für unabhängige Stichproben für den Versuch ‘Mittleres Wachstum und Futter-qualität’. Analysiert wurde die Kopfkapselbreite und das Trockengewicht der Larven.

Quelle der Variation	t	df	p
Kopfkapselbreite	11.963	28	< 0.001
Trockengewicht	17.361	28	< 0.001

Auch bei der Betrachtung der am Versuchsende erreichten Trockengewichte zeigten sich große Unterschiede (Tabelle 47, unten). Larven der Erlenblatt-Faktorstufe konnten während des Untersuchungszeitraumes ihr Gewicht lediglich verdreifachen, während die Ver-gleichslarven ihr Gewicht mehr als verzehnfachten. In Abbildung 26 sind die Verteilungen der beiden aufgeführten Variablen mit Hilfe von Boxplots veranschaulicht.

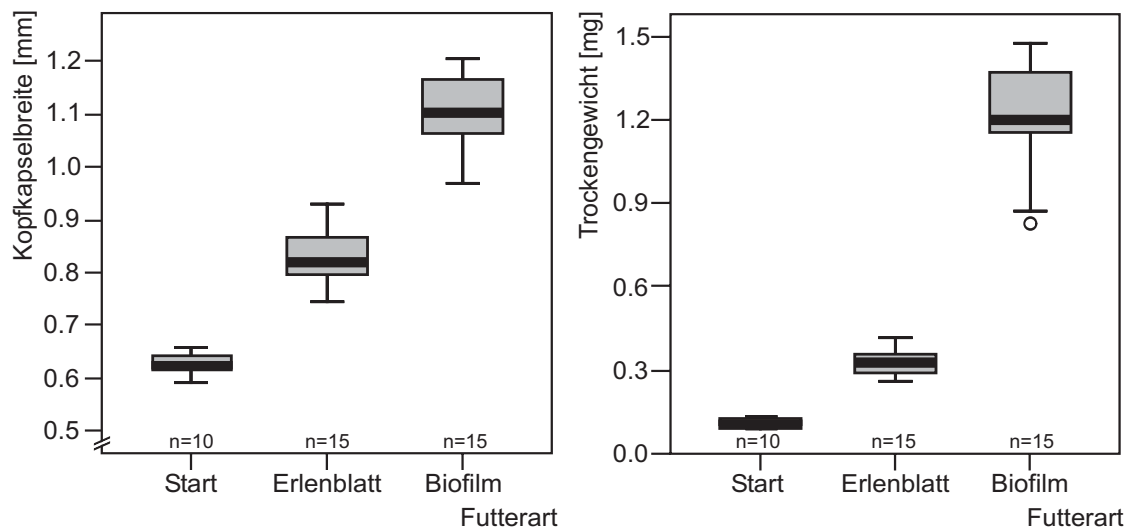


Abbildung 26: Am Ende des Versuchs 'Mittleres Wachstum und Futterqualität' erreichte Kopfkapselbreiten (links) und Trockengewichte (rechts). Beide Größen sind aggregiert dargestellt. Zur näheren Information sind in den Abbildungen auch die Werte einer Stichprobe zu Versuchsbeginn (Start) aufgeführt.

Die schnellere Entwicklung der mit Biofilm gehälterten Larven drückte sich ebenso in den am Versuchsende erreichten Larvenstadien aus (Abbildung 27). Während sich etwa 60 % aller Larven der Biofilm-Faktorstufe im vorletzten Larvenstadium befanden, hatte aus der Erlenblatt-Faktorstufe keine einzige Larve dieses Stadium erreicht. Bei der Erlenblatt-Faktorstufe konnten hingegen fast 60 % der Tiere noch keinem Stadium mit Flügelscheiden zugeordnet werden. Der durchgeführte U-Test wies dementsprechend auf höchst signifikante Unterschiede zwischen den zwei Futterqualität-Treatments hin (Tabelle 48, oben).

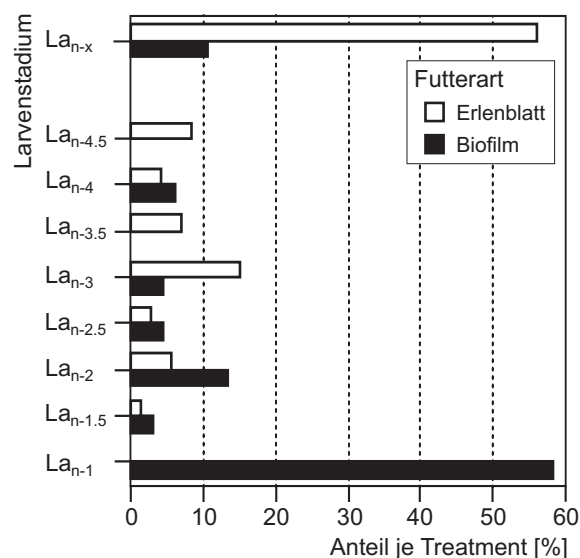


Abbildung 27: Prozentuale Zusammensetzung der Larvenstadien am Ende des Versuchs 'Mittleres Wachstum und Futterqualität'.

Vergleicht man die Überlebensraten, so ergeben sich geringfügige Unterschiede zwischen den zwei Treatments. In der Faktorstufe Erlenblatt überlebten insgesamt 74 Tiere gegenüber 67 Tieren in der Faktorstufe Biofilm. Diese geringen Differenzen erweisen sich allerdings als statistisch nicht signifikant (Tabelle 48, unten).

Tabelle 48: U-Tests für den Versuch ‘Mittleres Wachstum und Futterqualität’. Analysiert wurden das Larvenstadium am Versuchsende (oben) und die Überlebensrate (unten).

Quelle der Variation	mittlerer Rang	U	W	p
Larvenstadien am Versuchsende				
niedrige Futterqualität	22.93	1.0	121.0	< 0.001
hohe Futterqualität	8.07			
Überlebensrate				
niedrige Futterqualität	17.20	87.0	207.0	0.153
hohe Futterqualität	13.80			

2.2.4 Zusammenfassung

Zwischen den beiden Futterqualitäts-Faktorstufen zeigten sich bei den Tieren am Versuchsende deutliche Unterschiede in den Kopfkapselbreiten, Trockengewichten und Larvenstadien. Die Larven der Gruppe, deren Nahrung aus Biofilm bestand, wiesen gegenüber der Vergleichsgruppe mit konditionierten Erlenblättern eine deutlich höhere Entwicklungsgeschwindigkeit auf.

2.3 Mittleres Wachstum und Larvendichte

2.3.1 Fragestellung

Dieses Experiment untersuchte den Einfluss der Larvendichte auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der einzelnen Tiere. Es sollte die Frage klären, ob Larven durch intraspezifische Konkurrenz um Raum oder Futter-Ressourcen bei hohen Individuenzahlen langsamer wachsen als bei niedrigen Individuenzahlen. Deshalb wurde die Zunahme der Kopfkapselbreite im Verlauf des Experiments, die maximale Kopfkapselbreite-Differenz und das erreichte Larvenstadium am Versuchsende protokolliert. Weiterhin wurde analysiert, ob eine negative Korrelation zwischen der Überlebensrate und der Larvendichte besteht.

2.3.2 Material und Methoden

Die Vermessung der Kopfkapselbreiten erfolgte zu Versuchsbeginn und anschließend jede zweite Woche, so dass sich insgesamt vier Messungen ergaben. In den zwei verwendeten Dichte-Faktorstufen befanden sich am Versuchsbeginn je fünf bzw. 20 Tiere pro Versuchseinheit. Für die statistische Auswertung möglicher Entwicklungsunterschiede wurde im Falle der Kopfkapselbreite eine univariate, zweifaktorielle Varianzanalyse mit Messwiederholungen durchgeführt (BORTZ 1999). Vor der Auswertung mussten die Daten erst

auf der Ebene der einzelnen Versuchseinheiten aggregiert, d. h., der Mittelwert der Kopfkapselbreiten der Larven jeder Versuchseinheit berechnet werden. Anschließend erfolgte eine Transformation dieser Werte (Transformationsexponent: -1). Unterschiede in dem erreichten Larvenstadium am Versuchsende, der maximalen Kopfkapselbreite-Differenz und in der Überlebensrate (ÜLR) am Versuchsende wurden mit Hilfe von U-Tests geprüft. Eine Übersicht des Versuchsaufbaues und der Versuchsbedingungen gibt Tabelle 49.

Tabelle 49: Versuchsaufbau und Versuchsbedingungen des Versuchs 'Mittleres Wachstum und Larvendichte'.

Faktorstufen	abhängige Variablen	Versuchsaufbau
Larvendichte: niedrig, Larvendichte: hoch	Kopfkapselbreite, Larvenstadium am Versuchsende, maximale Kopfkapselbreite- Differenz am Versuchsende, Überlebensrate	Dauer: 44 d, Temperatur: 12 °C, Photoperiodik: 16:08, Sprinkler-Versuchsanlage, Versuchseinheit: Nr. 4, Nahrung: Erlenblatt - Futterwechsel 2 × pro Woche, (Chips: A ≈ 11.15 cm ²), Larvenherkunft: Fd, Larvengröße - KKB am Versuchs- beginn: $\bar{x} = 0.5713$ mm

2.3.3 Ergebnisse

Die Mittelwerte und Standardabweichungen der im Verlauf des Experimentes ausgebildeten Kopfkapselbreiten, der maximalen Kopfkapselbreite-Differenz und der Überlebensrate sind in Tabelle 50 bzw. Tabelle 51 aufgeführt. Auch hier ist – wie schon im vorangegangenen Versuch – auf die Aufführung der Daten für die Variable Larvenstadium am Versuchsende verzichtet worden.

Tabelle 50: Statistische Kenngrößen der Kopfkapselbreiten während des Versuchs 'Mittleres Wachstum und Larvendichte'.

Treatment	n	Start		2. Woche		4. Woche		6. Woche	
		\bar{x}_1	s_1	\bar{x}_2	s_2	\bar{x}_3	s_3	\bar{x}_4	s_4
Larvendichte niedrig	10	0.5556	0.0154	0.7641	0.0266	0.9525	0.0428	1.0956	0.0717
Larvendichte hoch	9	0.5757	0.0167	0.6828	0.0234	0.7695	0.0251	0.8632	0.0346

Tabelle 51: Statistische Kenngrößen des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Larvendichte’. Aufgeführt sind die maximale Kopfkapselbreite-Differenz und die Überlebensrate am Versuchsende.

Treatment	n	maximale KKB-Differenz [mm]		ÜLR [%]	
		\bar{x}_6	s_6	\bar{x}_7	s_7
Larvendichte niedrig	10	0.3305	0.0914	94.0	9.7
Larvendichte hoch	9	0.3700	0.0530	92.8	9.7

Der Vergleich der beiden Faktorstufen in Tabelle 50 zeigt, dass es zu Unterschieden in den Kopfkapselbreiten kam. Sie verstärkten sich im Verlauf des Versuchs kontinuierlich. Die Larven, die in niedriger Dichte gehältert wurden, zeigten eine schnellere Entwicklung als die Vergleichslarven bei hohen Dichten. Diese höhere Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven wurde bereits nach zwei Wochen durch deutlich breitere Kopfkapseln sichtbar (Abbildung 28, links).

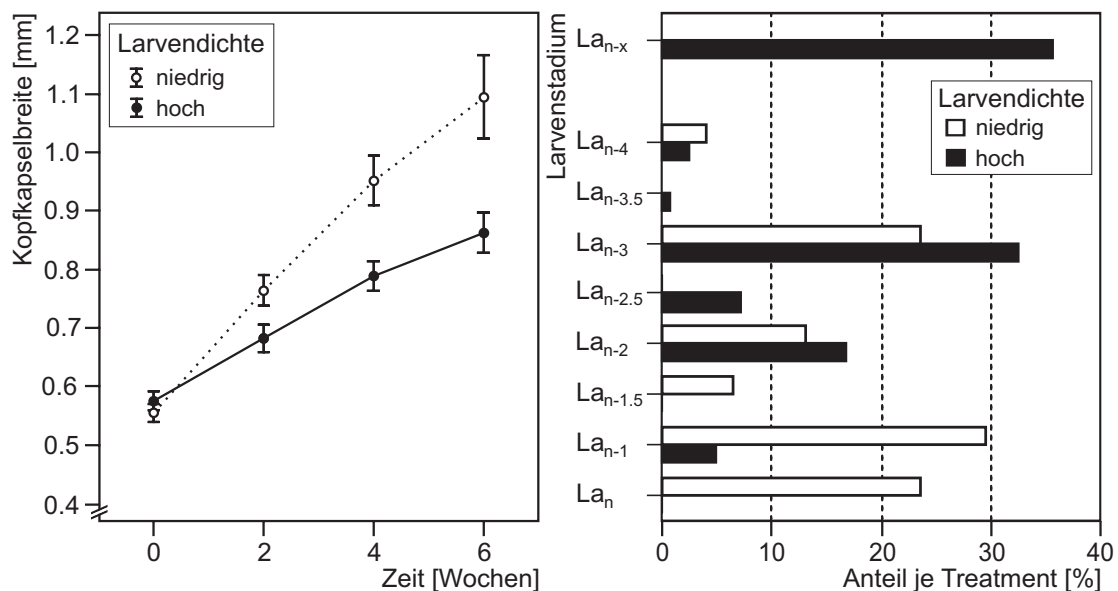


Abbildung 28: Zunahme der Kopfkapselbreiten (aggregiert) während des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Larvendichte’ mit Angabe der Standardabweichung (links) und prozentuale Zusammensetzung der Larvenstadien am Versuchsende (rechts). Die Stichprobengröße betrug 10 (niedrige) bzw. 9 (hohe Larvendichte).

Die durchgeführte Varianzanalyse mit Messwiederholungen ergab daher einen höchst signifikanten Einfluss der Dichte auf die Kopfkapselbreite, was selbstverständlich ebenso für die Zeit gilt (Tabelle 52). Weiterhin konnte eine höchst signifikante Wechselwirkung der Zeit mit der Larvendichte auf die Größe der Kopfkapselbreite nachgewiesen werden. Das bedeutet, dass sich die Differenzen der Kopfkapselbreiten zwischen beiden Faktorstufen im Laufe des Versuchs ständig verstärkten. Im Hinblick auf die mit zunehmender Larvengröße ansteigenden Zuwächse pro Larvenstadium wird dies verständlich.

Tabelle 52: Varianzanalyse mit Messwiederholungen für den Versuch 'Mittleres Wachstum und Larvendichte'. Analysiert wurde die Kopfkapselbreite im zeitlichen Verlauf.

Quelle der Variation	QS	df	MQ	F	p
Larvendichte	0.364	1	0.364	61.988	< 0.001
Fehler (Larvendichte)	0.100	17	0.006		
Zeit	6.030	3	2.010	1707.342	< 0.001
Larvendichte × Zeit	0.276	3	0.092	78.010	< 0.001
Fehler (Zeit)	0.060	51	0.001		
Total	6.829	75			

Betrachtet man die Larvenstadien am Versuchsende, werden die Entwicklungsunterschiede zwischen den beiden Faktorstufen ebenfalls sehr deutlich. In Abbildung 28 (rechts) ist der prozentuale Anteil der einzelnen Larvenstadien je Faktorstufe aufgetragen. Larven, die aus Replikaten mit niedriger Larvendichte stammten, befanden sich im Mittel in einem späteren Larvenstadium als die Larven der anderen Faktorstufe. Das drückte sich auch im Ergebnis des durchgeführten U-Tests für die Variable Larvenstadium am Versuchsende aus (Tabelle 53, oben).

Tabelle 53: U-Tests für den Versuch 'Mittleres Wachstum und Larvendichte'. Analysiert wurden das Larvenstadium am Versuchsende (oben), die maximale Kopfkapselbreite-Differenz (Mitte) und die Überlebensrate (unten).

Quelle der Variation	mittlerer Rang	U	W	p
Larvenstadien am Versuchsende				
niedrige Larvendichte	5.50	< 0.001	55.0	< 0.001
hohe Larvendichte	15.00			
maximale Kopfkapselbreite-Differenz				
niedrige Larvendichte	9.00	35.0	90.0	0.414
hohe Larvendichte	11.11			
Überlebensrate				
niedrige Larvendichte	11.05	34.5	79.5	0.350
hohe Larvendichte	8.83			

Die Variable maximale Kopfkapselbreite-Differenz hingegen ließ keinen signifikanten Einfluss der Larvendichte erkennen (Tabelle 53, Mitte und Abbildung 29). Die Spannweiten zwischen der Kopfkapselbreite der kleinsten und der größten Larve je Versuchseinheit waren bei beiden Larvendichten ähnlich. Die Larvendichte beeinflusste die Überlebensrate nicht. Der durchgeführte U-Test erbrachte keine signifikanten Unterschiede (Tabelle 53, unten).

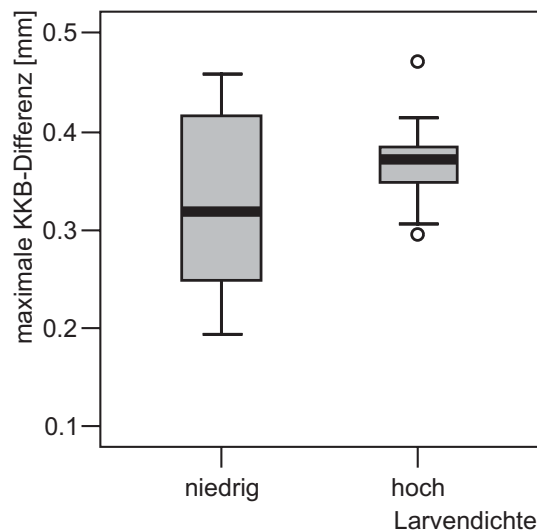


Abbildung 29: Maximale Kopfkapselbreite-Differenz am Ende des Versuchs 'Mittleres Wachstum und Larvendichte'. Die Stichprobengröße betrug 10 (niedrige) bzw. 9 (hohe Larvendichte).

2.3.4 Zusammenfassung

Es konnte ein deutlicher Zusammenhang zwischen der Entwicklungsgeschwindigkeit und der Larvendichte nachgewiesen werden. Dabei bewirkten hohe Larvendichten eine im Vergleich zu niedrigen Larvendichten verlangsamte Entwicklung. Diese Entwicklungsunterschiede wurden sowohl in den Kopfkapselbreiten als auch in den am Versuchsende erreichten Larvenstadien deutlich sichtbar (p jeweils < 0.001).

Die im vorliegenden Versuch existierende intraspezifische Konkurrenz war aber nicht derart stark ausgeprägt, dass sie einen deutlichen Einfluss auf die Überlebensrate ausübte ($p = 0.350$). In beiden Faktorstufen lag sie mit über 90 % sehr hoch.

2.4 Aufgenommene Nahrungsmenge und Larvendichte

2.4.1 Fragestellung

Aufbauend auf dem vorangegangenen Experiment, das die Existenz intraspezifischer Konkurrenz nachwies, sollte mit dem folgenden Versuch geklärt werden, um welche Art von Konkurrenz (Interferenz oder exploitative Konkurrenz) es sich handelt. Durch einen entsprechenden Versuchsaufbau, bei dem die Anzahl der Larven, bezogen auf ein bestimmtes Raum- und Futterangebot, variiert wurde, konnte der Einfluss der Konkurrenz auf die Menge der aufgenommenen Nahrung studiert werden. Dies wurde indirekt über die abgegebene Kotmenge geprüft. Dem lag die Überlegung zugrunde, dass Larven, die oft beim Fressen gestört werden, weniger Kot produzieren. Eine kurze Versuchsdauer und eine gute Futterqualität (Biofilm) gewährleisteten, dass die Nahrungsmenge nicht limitierend wirkte.

2.4.2 Material und Methoden

Die Tiere gehörten den letzten drei Larvenstadien an und waren vor Versuchsbeginn etwa 1½ Tage ohne Futter gehältert worden. Insgesamt wurden zwei Versuche durchgeführt, die sich hinsichtlich ihres Aufbaus nicht unterschieden. Die Ergebnisse werden deshalb gemeinsam betrachtet. Der Einfluss der unterschiedlichen Larvendichten wurde in zwei Stufen – mit je einer bzw. fünf Larven – untersucht. Männliche und weibliche Tiere wurden getrennt auf die Replikate verteilt, um eine Verfälschung der Ergebnisse aufgrund des Sexualdimorphismus zu vermeiden. Eine Versuchsdauer von 66 Stunden war für die Produktion einer ausreichend große Kotmenge ausreichend (siehe S. 37). Eine Übersicht des Versuchsaufbaues und der Versuchsbedingungen findet sich in Tabelle 54. Ausgewertet wurden ausschließlich Replikate, in denen es während der Versuche nicht zu Häutungen kam. Die gewonnenen Daten mussten vor der statistischen Auswertung transformiert werden (Transformationsexponent = - 0.584)

Tabelle 54: Versuchsaufbau und Versuchsbedingungen des Versuchs 'Aufgenommene Nahrungsmenge und Larvendichte'.

Faktorstufen	abhängige Variable	Versuchsaufbau
Larvendichte: niedrig, Larvendichte: hoch, Geschlecht: männlich, Geschlecht: weiblich	Kotmenge	Dauer: 66 h, Temperatur: 12 °C, Photoperiodik: 16:08, Durchfluss-Versuchsanlage, Versuchseinheit: Nr. 2, Nahrung: Biofilm, Larvenherkunft: Btb, Larvengröße: La _n - La _{n-2}

Aus den zwei Dichte-Faktorstufen und der getrennten Analyse der Geschlechter resultierte ein 2 × 2 faktorielles Versuchsdesign. Die statistische Auswertung erfolgte mit Hilfe einer Varianzanalyse nach dem allgemeinen linearen Modell.

2.4.3 Ergebnisse

In Abbildung 30 (rechts) sind die Trockengewichte der Biofilm-Nahrung pro Replikat einer Stichprobe am Versuchsbeginn und einer Stichprobe der hohen Faktorstufe am Versuchsende aufgeführt. Selbst die Larven dieser Faktorstufe reduzierten die Biomasse (Trockengewicht) nur um knapp zehn Prozent. Bezogen auf das aschefreie Trockengewicht nahm das Gewicht des Biofilm lediglich um etwa 1.4 % ab. Eine ausreichende Futtermenge war damit während der gesamten Versuchsdauer gegeben.

Die Auswertung der Kotmengen ergab deutliche Unterschiede zwischen den vier Treatments. Die Resultate sind in Tabelle 55 bzw. Abbildung 30 (links) in Form statistischer Kenngrößen aufgeführt.

Tabelle 55: Statistische Kenngrößen der Kotmenge pro Larve (in mg) des Versuchs 'Aufgenommene Nahrungsmenge und Larvendichte'.

Treatments	n	\bar{x}	s
Dichte niedrig, männlich	7	1.077	0.534
Dichte niedrig, weiblich	14	1.260	0.415
Dichte hoch, männlich	5	0.367	0.111
Dichte hoch, weiblich	9	0.538	0.078

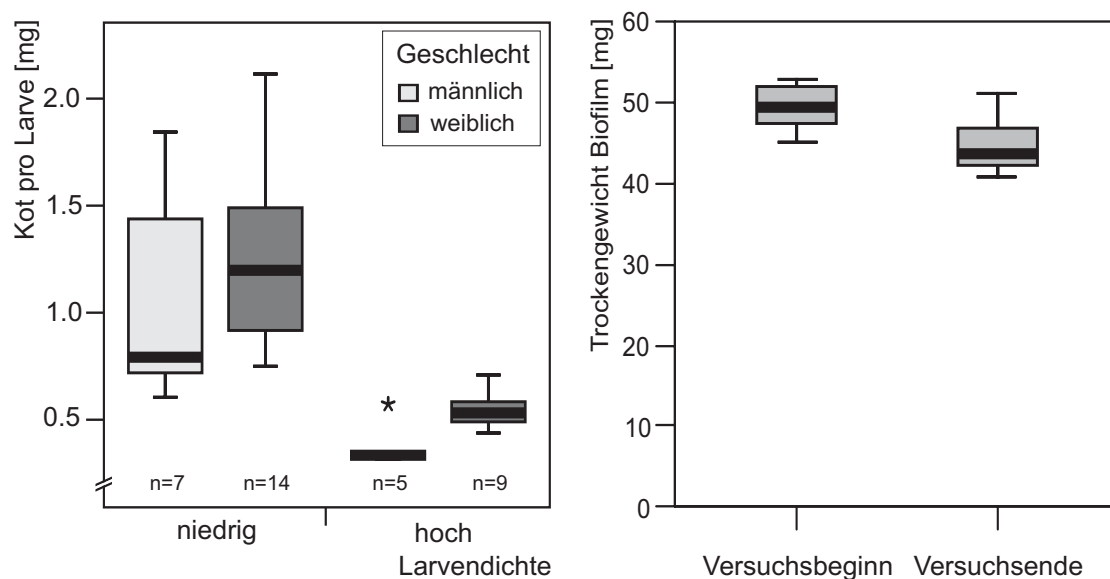


Abbildung 30: Während des Versuchs 'Aufgenommene Nahrungsmenge und Larvendichte' abgegebene Kotmengen (Larvenstadien La_n bis La_{n-2} , Kotmenge nach 66 h) (links) und das Trockengewicht der angebotenen Nahrung pro Replikat am Versuchsbeginn ($n = 5$) und am Versuchsende (Faktorstufe: hohe Larvendichte, $n = 6$) (rechts).

Die durchgeführte Varianzanalyse ergab höchst signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Treatments (Tabelle 56). Dabei übten sowohl die Larvendichte als auch das Geschlecht einen deutlichen Einfluss auf die abgegebenen Kotmengen pro Larve aus. Tiere, die sich eine Futterquelle mit anderen teilen mussten, produzierten weniger Kot als solche, die sich allein auf einer Futterquelle befanden. Männliche Larven erzeugten beispielsweise bei Einzelhaltung etwa die dreifache Menge an Kot als in der Gruppe. Weibliche Tiere produzierten aufgrund ihrer Größe im Vergleich zu männlichen Tieren mehr Kot. Eine signifikante Interaktion zwischen Larvendichte und Geschlecht konnte nicht festgestellt werden.

Tabelle 56: Varianzanalyse des Versuchs 'Aufgenommene Nahrungsmenge und Larvendichte'.

Quelle der Variation	QS	df	MQ	F	p
Larvendichte	3.376	1	3.376	90.584	< 0.001
Geschlecht	0.521	1	0.521	13.988	0.001
Larvendichte \times Geschlecht	0.133	1	0.133	3.569	0.068
Fehler	1.155	31	0.037		
Total	5.080	34			

Das korrigierte Bestimmtheitsmaß beträgt für diese Untersuchung 0.751. Ein Großteil der restlichen Streuung wäre durch die unterschiedlichen Larvenstadien erklärbar. Eine Auftrennung erfolgte in diesem Falle aufgrund der geringen Stichprobenumfänge jedoch nicht.

2.4.4 Zusammenfassung

Es trat intraspezifische Konkurrenz zwischen den Larven auf. Bezogen auf ein bestimmtes Nahrungsangebot (Fläche) zeigte sich ein negativer Zusammenhang von Larvenanzahl und abgegebener Kotmenge pro Larve. Larven der hohen Dichte-Faktorstufe fraßen demnach weniger als einzeln gehälterte Tiere.

Durch den Einsatz von Larven der letzten drei Larvenstadien und durch die getrennte Betrachtung der beiden Geschlechter konnte verhindert werden, dass es in einer Versuchseinheit durch die besondere Größe einer Larve zu einer Dominanz (Revierverhalten) dieses Tieres über alle anderen kam. Die geringe Biomasseabnahme des Futters macht deutlich, dass es hier zu keiner Limitation kam. Daraus folgt, dass es sich um Interferenz handelt. Die Larven scheinen durch häufiges Aufeinandertreffen in ihrer Nahrungsaufnahme beeinträchtigt zu werden.

V Diskussion

1 Photoperiodik und Temperatur

Insekten zeigen im Tagesverlauf spezifische Aktivitätszeiten. Von der Schabe *Periplaneta americana* ist beispielsweise eine strikte Nachtaktivität bekannt (LIPTON & SUTHERLAND 1970). Eng verbunden ist damit auch die Zeit und Dauer der Nahrungsaufnahme. CALDWELL & DINGLE (1967) konnten beispielsweise bei der Milchkrautwanze *Oncopeltus fasciatus* Änderungen der Fraßaktivität in Abhängigkeit von der Tageslänge nachweisen. Dabei bewirkten Langtagbedingungen eine verlängerte Fraßaktivität gegenüber Bedingungen der Tag-Nacht-Gleiche. *Nemurella pictetii* zeigte keine Unterschiede in der Fraßmenge in Abhängigkeit von der Tageslänge (Versuch Aufgenommene Nahrungsmenge und Photoperiodik, S. 37). Die Kotmengen zwischen den zwei Treatments (08:16, 16:08) unterschieden sich nicht signifikant voneinander. Eine ausgesprochene Aktivitäts- und Fraßzeit, wie sie beispielsweise WAGNER (1990b) für die Köcherfliege *Sericostruma personatum* nachwies, konnte folglich nicht festgestellt werden. (In den folgenden Ausführungen werden teilweise auch Arbeiten über holometabole Insekten mit einbezogen. Es muss dabei jedoch beachtet werden, dass bei solchen Arten – im Gegensatz zu hemimetabolen Arten wie *Nemurella pictetii* – die Differenzierung in einem gesonderten Stadium, dem Puppenstadium, stattfindet. In den Larvenstadien holometaboler Insekten wird primär Biomasse aufgebaut.)

Nemurella pictetii verhielt sich indifferent bezüglich der Tageslänge. Es existierte kein direkter Zusammenhang zwischen der Photoperiodik und der Fraßphase (tag-, nachtaktiv). Obwohl diese Daten nur anhand von weiblichen Larven erhoben wurden, sind entsprechende Ergebnisse auch von männlichen Tieren zu erwarten. Sie zeigen gleiche Verhaltensweisen und unterscheiden sich lediglich in ihrer erreichten Endgröße.

Unterschiede in der Entwicklungszeit sind damit nicht auf den direkten Einfluss der Fraßzeit und der aufgenommenen Nahrungsmenge zurückzuführen. Das gilt zumindest unter Ausschluss von Fraßfeinden. Bei ihrem Vorhandensein wäre es durchaus vorstellbar, dass *N. pictetii* ihr Verhalten ändert – wie für einige andere aquatische Insektenlarven nachgewiesen (SOLUK & COLLINS 1988 - Plecoptera, JOHANSSON et al. 2001 - Odonata) – und beispielsweise nur nachts fräße (KOHLER & MCPEEK 1989 - Ephemeroptera). Obwohl der Räuberdruck an den für diese Arbeit aufgesuchten Larvenfundorten vermutlich gering ist, sind solche Einflüsse in anderen Habitaten durchaus vorhanden (HILDREW & TOWNSEND 1982, LANCASTER et al. 1991, WOODWARD & HILDREW 2002). Genauere Untersuchungen über das Verhalten von *N. pictetii* unter Einfluss eines Räubers existieren bisher jedoch nicht.

Da eine direkte Reaktion der Larven auf die Tageslänge anhand unterschiedlicher Fraß- und Aktivitätszeiten mit dem ersten Experiment nicht nachgewiesen werden konnte, sollte im Anschluss daran die Bedeutung der Photoperiodik als Umweltsignal für prospektive Anpassungsmechanismen geklärt werden. Die folgenden drei Experimente untersuchten

deshalb mögliche Änderungen der Entwicklungsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Tageslänge. Dabei erbrachten die Versuche auf den ersten Blick zum Teil widersprüchliche Ergebnisse.

Im ersten Experiment dieser Versuchsreihe (Mittleres Wachstum und Photoperiodik, S. 39) ergaben sich zwischen den drei Treatments höchst signifikante Differenzen hinsichtlich der Larvengröße am Versuchsende. Sie äußerten sich bei den Tieren, die unter Langtagbedingungen gehältert wurden im Vergleich zu den beiden Vergleichsgruppen unter Kurztag und Tag-Nacht-Gleiche in größeren Kopfkapselbreiten, höheren Trockengewichten und in einem fortgeschritteneren Larvenstadium am Versuchsende (p jeweils < 0.001). Diese Unterschiede belegen eine Verkürzung der Entwicklungsdauer unter langen Tageslängen. Ähnliche Verhaltensweisen sind von einigen Libellen- (MONTGOMERY & MACKLIN 1962, 1966, PRITCHARD 1989) und Schmetterlingsarten beschrieben worden (NYLIN et al. 1996, GOTTHARD et al. 2000). Die Entwicklungsdauern von *N. pictetii* unter Kurztagbedingungen und unter Bedingungen bei Tag-Nacht-Gleiche (gemessen über die eben genannten drei Variablen) unterschieden sich hingegen nicht signifikant voneinander.

Auf das Freiland bezogen bedeuten diese Befunde, dass *Nemurella pictetii* in den Sommermonaten ihre Entwicklungsdauer verkürzt. In dieser Zeit werden auch die höchsten Wassertemperaturen erreicht, welche die Dauer der Larvalphase ebenfalls verringern (siehe S. 82). Beide Faktoren scheinen in den Sommermonaten also in die gleiche Richtung zu wirken.

Obwohl beispielsweise bei den zwei Variablen Kopfkapselbreite und Trockengewicht jeweils über 80 % der Gesamtstreuung durch das Merkmal Photoperiodik erklärt werden kann, müssen die Unterschiede in der Larvenentwicklung nicht nur der Ausdruck einer direkten Reaktion auf die Photoperiodik sein. Denkbar ist auch ein indirekter Einfluss der Tageslänge über eine Veränderung der Futterqualität oder -quantität. Ein verändertes Futterangebot kann sich ebenfalls auf die Dauer der Larvalphase auswirken (siehe S. 91). Im vorliegenden Experiment wurde Biofilm als Nahrungsquelle angeboten. Der Futterwechsel fand einmal pro Woche statt. In der einwöchigen Expositionszeit in der Durchfluss-Versuchsanlage bei jeweils unterschiedlichen Tageslängen könnte es zu Veränderungen des Biofilms gekommen sein. So beschreiben einige Autoren Änderungen der Algenquantität und auch der Zusammensetzung in Abhängigkeit von der Bestrahlungsstärke (DENICOLA et al. 1992, HILL et al. 1995, HILL 1996). Ähnliche Befunde sind auch durch unterschiedliche Tag-Nacht-Zyklen zu erwarten. Der gefundene negative Zusammenhang zwischen Tageslänge und Entwicklungsdauer von *N. pictetii* könnte demnach auch indirekt durch eine gesteigerte Assimilationsleistung der Tiere unter Langtagbedingungen, bedingt durch eine erhöhte Nahrungsqualität und/oder -quantität der Algen hervorgerufen worden sein. In einem gesonderten Experiment konnten Änderungen in der Nahrungsquantität in der Durchfluss-Versuchsanlage nach einwöchiger Exposition (ohne Larvenbesatz) nachgewiesen werden. Dabei nahmen sowohl die Pigmentkonzentrationen als auch die Masse des Biofilms unter Langtagbedingungen zu (Abbildung 31).

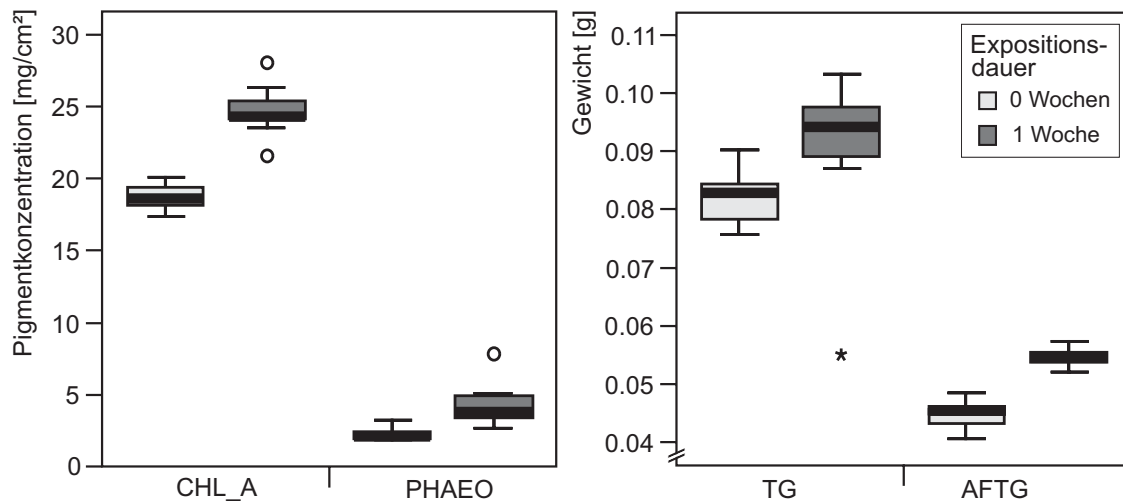


Abbildung 31: Pigmentkonzentrationen und Trockengewichte von auf Tonkacheln aufgewachsenem Biofilm vor und nach einwöchiger Expositionsdauer in der Durchfluss-Versuchsanlage. (A: 50 cm², Temperatur: 12 °C, Photoperiodik: 16:08, n = 9).

Es scheint daher auch möglich, dass die gefundene geringere Entwicklungsdauer unter Langtagbedingungen keine direkte Reaktion der Larven auf diese Tageslänge war. Möglicherweise war die verkürzte Larvalphase unter Langtagbedingungen durch eine höhere Nahrungsqualität und/oder -quantität bedingt, die unter den beiden geringeren Tageslängen (12:12, 08:16) nicht auftrat.

In den folgenden zwei Experimenten wurde daher besonders darauf geachtet, mögliche indirekte Einflüsse auf die Entwicklung der Larven auszuschließen. Das konnte durch täglichen Futterwechsel (Ausschluss von Nahrungseffekten) und Einzelhaltung der Larven (Ausschluss von Konkurrenz) erreicht werden. Durch die Einzelhaltung war es zudem möglich, die Entwicklung der Larven individuell zu verfolgen.

Im Versuch ‘Individuelles Wachstum und Photoperiodik’ (S. 43) konnten Unterschiede in Bezug auf die Kopfkapselbreite zwischen den zwei Treatments nachgewiesen werden. Da ein Einfluss der Nahrung oder Konkurrenz in diesem Experiment ausgeschlossen war, musste es sich um direkte Reaktionen der Larven auf die Tageslänge handeln. Sie äußerten sich in geringeren Kopfkapselbreiten der zwei letzten Larvenstadien (La_{n-1} , La_n) bei kurzen gegenüber langen Tageslängen ($p = 0.009$). Aktuelle Lebenszyklus-Modelle gehen davon aus, dass neben der Entwicklungsgeschwindigkeit auch die Imaginalgröße den sich ändernden Umweltbedingungen angepasst werden kann (ABRAMS et al. 1996). Die Tiere reduzieren diese, um ihre Entwicklungszeit zu verkürzen und sich noch vor Eintritt ungünstiger Umweltbedingungen fortpflanzen zu können. Eine reduzierte Imaginalgröße zeichnet sich bei *Nemurella pictetii* zumindest schon in den älteren Larvenstadien ab (WOLF 1986, NESTEROVITCH & ZWICK 2003). Trotz der vergleichsweise kurzen Versuchszeit von maximal 22 Tagen sind diese Unterschiede erstaunlich hoch (Abbildung 15, rechts, S. 45). Anzumerken ist, dass in diesem Versuch nur Weibchen verwendet wurden. Obwohl davon ausgegangen werden kann, dass sich die beiden Geschlechter ähnlich verhalten, wäre diese These noch zu überprüfen.

Die geringeren Kopfkapselbreiten je Larvenstadium unter Kurz- im Vergleich zu Langtagbedingungen implizieren nach den oben genannten Modellen „Zeitstress“ unter kurzen Tageslängen. Die Verringerung der Körpergröße müsste nach diesen Überlegungen (bei mindestens gleichbleibender oder erhöhter Entwicklungsgeschwindigkeit) eine Reduzierung der Entwicklungsdauer zur Folge haben (siehe Abbildung 32). Das ist aber offenbar nicht der Fall. Im Gegensatz zur Kopfkapselbreite unterschieden sich die Larven unter Kurz- und Langtagbedingungen hinsichtlich der Länge einzelner Larvenstadien nicht signifikant voneinander. Es fand demnach keine Verkürzung der Entwicklungsdauer unter Kurztagbedingungen statt. Um das vorliegende Resultat zu erreichen, muss die Entwicklungsgeschwindigkeit ebenfalls reduziert worden sein. Der postulierte „Zeitstress“ kann deshalb nicht Auslöser für die Unterschiede in den Kopfkapselbreiten zwischen den Treatments sein. Warum es zu einer verringerten Zunahme der Kopfkapselbreite unter Kurz- im Vergleich zu Langtagbedingungen kam, bleibt unklar.

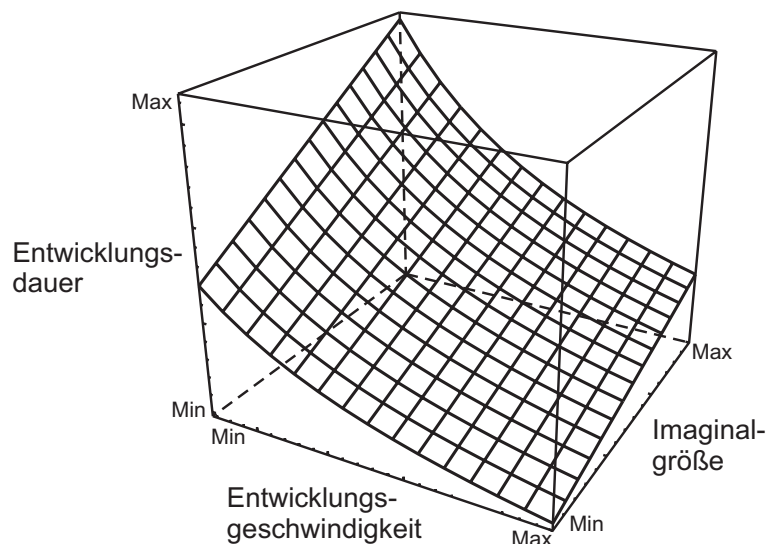


Abbildung 32: Theoretische Beziehungen zwischen Entwicklungsdauer, Imaginalgröße und Entwicklungsgeschwindigkeit.

Mehr Klarheit sollte ein weiteres Experiment bringen (Individuelles Wachstum, Photoperiodik und Temperatur, S. 46), das sowohl den Effekt der Photoperiodik als auch der Temperatur auf die Entwicklung von *Nemurella pictetii*-Larven untersucht.

Die durchgeführte Varianzanalyse wies im Hinblick auf die Dauer des vorletzten Larvenstadiums einen höchst signifikanten Einfluss der Temperatur nach. Die Larven des betrachteten Stadiums (La_{n-1}) waren in der Lage, sich bei der hohen Temperatur (12 °C) etwa doppelt so schnell wie die Tiere bei der niedrigen Temperatur (6 °C) zu entwickeln (Abbildung 16, S. 49). Die Geschlechter reagierten dabei gleich.

Die Bedeutung der Temperatur für die Entwicklungsgeschwindigkeit belegen eine Vielzahl experimenteller Laboruntersuchungen, die für jede der vier großen Insektengruppen mit generell aquatischen Larvenstadien durchgeführt wurden. Genannt seien stellvertretend die Arbeiten von SCHMIDT (1984), ROSILLON (1988), CORKUM & HANES (1992) für die Ephemeroptera, LILLEHAMMER (1986), SWEENEY et al. (1986b), MARTEN & ZWICK (1989)

für die Plecoptera, WAGNER (1990a), FULLER & FRY (1991), AURICH (1992) für die Trichoptera und LUTZ (1968), PROCTER (1973), PICKUP & THOMPSON (1984) für die Odonata. Keine dieser Arbeiten ermöglicht jedoch eine Unterscheidung zwischen direkten und indirekten Effekten der Temperatur. Die Temperatur wirkt nicht nur direkt über metabolische Prozesse. Sie hat auch einen indirekten Einfluss, indem sie beispielsweise die Qualität und Quantität des Futters (vor allem durch die mikrobielle Besiedlung) verändert. So beeinflusst die Temperatur die mikrobielle Besiedlung toter organischer Substanz (SWEENEY & VANNOTE 1986, SWEENEY et al. 1986a, 1986b). Weiterhin kann sie ebenso auf das Artenspektrum und die biochemische Zusammensetzung (Kohlenstoff-, Stickstoffgehalt) von benthischen Algen wirken. Das hat wiederum Auswirkungen auf den Nährwert für Herbivore (Überblick in DENICOLA 1996). Höhere Temperaturen dürften allgemein die Nahrungssituation verbessern. Selbst in Arbeiten, in denen beide Einflussfaktoren gemeinsam betrachtet wurden (z. B. SWEENEY & VANNOTE 1984, SWEENEY et al. 1986a), sind genaue Aussagen über den spezifischen Einfluss des jeweiligen Faktors auf die Entwicklung nicht möglich. In den Experimenten der genannten Autoren konnten keine konstanten Futterbedingungen zwischen den Replikaten der einzelnen Temperaturstufen gewährleistet werden.

Im vorliegenden Experiment war es durch den Versuchsaufbau möglich, nur den direkten Effekt der Temperatur auf die Tiere zu erfassen. Die Beziehung zwischen der Temperatur und der Leistung (z. B. Fraßraten, Entwicklungsgeschwindigkeit) ektothermer Organismen ist meist durch ein lineares oder geometrisches Ansteigen bei niedrigeren Temperaturen und nach dem Erreichen des Maximums bei der optimalen Temperatur durch einen schnellen Abfall gekennzeichnet (RATTE 1985, HUEY & KINGSOLVER 1989, KINGSOLVER 2001). Das gilt auch für aquatische Insektenlarven. In diesem Fall entspricht die Körpertemperatur der Wassertemperatur, die als entscheidender Faktor für das Wachstum von Wasserorganismen angesehen wird (SCHÖNBORN 1992, LAMPERT & SOMMER 1999). Die beschleunigte Entwicklung bei höheren Temperaturen kann als direkte physiologische Reaktion durch die Erhöhung der metabolischen Prozesse begründet werden (SCHMIDT-NIELSEN 1999, GILLOOLY et al. 2001). Auch SWEENEY (1984) und SWEENEY et al. (1986a) weisen darauf hin, dass die Temperatur über Fraß-, Assimilations- und Respirationsraten oder die Enzym- und Hormonaktivität auf den Stoffwechsel wirkt. Die positive Korrelation zwischen Temperatur und Stoffwechsel konnte MARZUSCH (1952) erstmals am Beispiel des Sauerstoffverbrauches des Kartoffelkäfers dokumentieren. Ähnliche Resultate erhielt auch MCDIFFETT (1970). Er prüfte den Sauerstoffverbrauch von Larven der Steinfliege *Pteronarcys scotti* in Abhängigkeit von ihrer Körpergröße und der Temperatur und konnte positive Korrelationen nachweisen. Obwohl die Sauerstoffkapazität im Wasser etwa 30-fach geringer ausfällt als in der Luft (KESTLER 1985) und steigende Temperaturen mit abnehmender Löslichkeit des Sauerstoffs verbunden sind (KLEE 1993, BREHM & MEIJERING 1996), kann nicht von einem negativen Einfluss auf den Stoffwechsel der *N. pictetii*-Larven ausgegangen werden. Im vorliegenden Fall bewirkte der relativ geringe Temperaturanstieg von 6 °C keine drastisch verschlechterten Sauerstoffbedingungen in dem 12 °C-Treatment. In Gewässern dürften im Detritus (Blattpakete) wesentlich geringere Sauerstoffkonzentrationen zu Verfügung stehen, da in den Blattpaketen oft erhebliche Mengen Sauerstoff durch mikrobielle Abbauprozesse verbraucht werden (VOUGHT et al. 1998).

Nach der RGT-Regel (Reaktionsgeschwindigkeits-Temperatur-Regel, auch VAN'T HOFFsche Regel genannt) bewirkt eine Temperaturerhöhung um 10 °C eine Erhöhung der Wachstumsgeschwindigkeit um den Faktor 1.5 bis 4 (Q_{10} -Wert, LAMPERT & SOMMER 1999). Im vorliegenden Experiment lag dieser Faktor sehr hoch und betrug etwa 3.3. Auch dieser Wert spricht nicht für eine Hemmung des Stoffwechsels durch geringere Sauerstoffkonzentrationen bei 12 °C.

Die zwei eingesetzten Temperaturen entsprechen etwa den Extremwerten, die am Messpunkt „Haus A“, kurz unterhalb des Fundortes Breitenbach erreicht werden (H.-H. SCHMIDT, unveröffentlichte Temperaturdaten). Nimmt man einen über die gesamte Larvalphase hin gleichen Einfluss der Temperatur auf den Stoffwechsel an, so ist die Wirkung enorm. Die Larvalzeit könnte allein durch die Beschleunigung des Stoffwechsels halbiert werden. Im Breitenbach sind solche Bedingungen gleichwohl nicht ganzjährig vorhanden. Dennoch wird die große Bedeutung der Temperatur auf den Verlauf der Lebenszyklen deutlich.

Der Toleranzbereich von *Nemurella pictetii* bezüglich der Temperatur ist wesentlich höher, als durch die beiden eingesetzten Temperaturen abgedeckt wird. Das wird auch durch die schon im Kapitel ‘Grundlagen und Problemstellungen’ (S. 3) erwähnte weite Verbreitung der Art verdeutlicht. Den breiten Toleranzbereich dokumentieren experimentell gewonnene Daten verschiedener Autoren. WOLF & ZWICK (1989) untersuchten das Wachstum im Bereich von 6 bis 16 °C und stellten zunehmende Wachstumsraten mit steigender Temperatur fest. Diesen Daten, die eine klare Temperaturabhängigkeit erkennen lassen, stehen Angaben von ELLIOTT (1984) gegenüber, der nur sehr geringfügige Unterschiede im Wachstum von *N. pictetii* bei verschiedenen Temperaturen (Bereich von 5.9 bis 19.1 °C) erkannte. Selbst bei 12.1 °C benötigten die Larven über 600 Tage bis zur Emergenz. Das scheint sehr unrealistisch. Neben ungünstigen Hälterungsbedingungen, wie schlechter Wasserqualität (vgl. die Ausführungen von MARTEN 1987), ist hier eine Überlagerung durch andere Umweltfaktoren, möglicherweise durch den Faktor Futter (siehe nächster Abschnitt), zu vermuten. Am anderen Ende der Temperaturskala kommt es selbst bei Temperaturen unter 3 °C nicht zu einem Wachstumsstopp bei *Nemurella pictetii* (BRITAIN 1978).

Da eine Temperaturerhöhung allgemein (mit den bereits erwähnten Einschränkungen, siehe HUEY & KINGSOLVER 1989, KINGSOLVER 2001) sowohl auf die metabolischen Prozesse der untersuchten Arten als auch auf deren potentielle Nahrung positiv wirkt, verstärken sich die Effekte. Deshalb konnte die Wirkung der Temperatur in der Vergangenheit – auch bei Freilandbeobachtungen – so klar herausgestellt werden.

Auf den Kopfkapselbreite-Zuwachs und das Trockengewicht hatte weder die Temperatur noch die Photoperiodik einen Einfluss. Die Larven erreichten in den vier Treatments ähnliche Größen. Geschlechtsspezifische Unterschiede waren hingegen deutlich nachweisbar. Da aber keine Interaktionen zwischen den beiden abiotischen Faktoren und dem Geschlecht auftraten, reagierten beide Geschlechter ähnlich.

Der im vorangegangenen Versuch gefundene positive Zusammenhang zwischen Tageslänge und Kopfkapselbreite innerhalb eines Larvenstadiums konnte nicht bestätigt werden. Auch die von ATKINSON (1994) und SIBLY & ATKINSON (1994) geäußerte Vermutung, dass niedrige Temperaturen ein langsames Wachstum aber eine höhere Körpergröße

bewirken, kann mit diesem Experiment nicht belegt werden. Die Vermutung, dass für derartige Reaktionen die Versuchsdauer zu gering war oder das sich die Larven schon in einem zu weit fortgeschrittenem Stadium befanden, muss verworfen werden. Im vorangegangenen Experiment kam es auch in Larvenstadien, die sich kurz vor der Imaginalhäutung befanden, zu Änderungen in der Größe der Kopfkapsel. Die Ursachen bleiben vorerst ungeklärt. Im letzten Abschnitt der Diskussion, der sich mit der Bedeutung der Umweltfaktoren für die Ausbildung des Lebenszyklus beschäftigt, wird ausführlicher auf dieses Problem eingegangen (S. 98).

Bezüglich der Wirkung der Photoperiodik auf die Entwicklungsdauer (Dauer des vorletzten Larvenstadiums) konnte kein signifikanter Einfluss nachgewiesen werden. Dieses Ergebnis wurde jedoch durch die signifikante Wechselwirkung mit der Temperatur verursacht (Abbildung 17, S. 50). Larven bei 12 °C und unter Kurztagbedingungen zeigten eine beschleunigte Entwicklung gegenüber der Vergleichsgruppe unter Langtagbedingungen. Diese Verhältnisse kehrten sich bei 6 °C um. Die Unterschiede scheinen zunächst relativ gering. Es muss aber berücksichtigt werden, dass es sich lediglich um Differenzen in der Dauer eines Larvenstadiums handelt. Darüber hinaus stellen die Ergebnisse die direkte Reaktion (ohne Akklimation im Vorfeld) der Larven dar. Da zwischen den Treatments hinsichtlich der Größe der Tiere (gemessen als Kopfkapselbreite-Zuwachs und Trockengewicht) keine Unterschiede auftraten, muss zum Erreichen einer verkürzten Entwicklung die Entwicklungsgeschwindigkeit erhöht worden sein (siehe Abbildung 32, S. 82).

Die unterschiedlichen Entwicklungszeiten können im Hinblick auf die bereits genannten Modelle prospektiver Anpassungsstrategien (ABRAMS et al. 1996) interpretiert werden. Wie bereits erwähnt, entsprechen die zwei eingesetzten Temperaturen Bedingungen, die im Sommer bzw. Winter kurz unterhalb des Fundortes im Breitenbach herrschen. Die Faktorstufe mit einer Temperatur von 12 °C ahmt demnach sommerliche Bedingungen nach. Ältere Larven reagieren bei solchen Temperaturen auf kurze Tageslängen mit einer Verkürzung der Entwicklungsdauer. Diese Bedingungen deuten auf ein fortgeschrittenes Datum im Jahr hin, was die für die Entwicklung zur Verfügung stehende Zeit stark begrenzt. Ältere Larven über einem bestimmten kritischen Entwicklungsstadium beschleunigen bei entsprechenden Tageslängen ihre Entwicklungsgeschwindigkeit, um noch im Jahr ihres Schlupfes zu emergieren. Unter tiefen Temperaturen (6 °C) zeigt *N. pictetii* eine entgegengesetzte, wenn auch geringere Reaktion. In diesem Fall führen Kurztagbedingungen zu einer verzögerten Entwicklung. Das wird im Hinblick auf die Jahreszeit, die diese Temperatur impliziert, verständlich. Es ist ökologisch unsinnig, im Winter die Entwicklung zu beschleunigen, um zu emergieren. Die Chance, sich erfolgreich fortzupflanzen, wäre zu gering. Deshalb ist es vorteilhafter, die Entwicklungsgeschwindigkeit zu reduzieren und in der Juvenilphase bis zum kommenden Frühjahr zu überdauern. Die experimentellen Befunde passen gut zu den Freilandergebnissen von NESTEROVITCH & ZWICK (2003). In den von ihnen untersuchten Populationen kam es zu einem Wachstumsstopp bei Temperaturen unter 6 °C und abnehmenden Tageslängen unter zehn Stunden. Die im Vergleich zu den eigenen Ergebnissen vollständige Unterbrechung des Wachstums macht den Einfluss weiterer Umweltfaktoren wahrscheinlich. Der Nahrung kommt hierbei eine besondere Bedeutung zu (siehe Experiment auf S. 80 und nächstes Kapitel).

Für hemimetabole aquatische Insekten sind entsprechende Studien mit verschiedenen Temperatur-Tageslängen-Kombinationen an verschiedenen nordamerikanischen Libellenarten durchgeführt worden (LUTZ 1974, 1968, SHEPARD & LUTZ 1976). Generell bewirkten auch in diesen Untersuchungen zunehmende Temperaturen eine Beschleunigung der Larvalentwicklung. Des Weiteren konnten zwar Wechselwirkungen zwischen Photoperiodik und Temperatur auf die Entwicklungsgeschwindigkeit festgestellt werden, eine sich umkehrende Reaktion, wie im Falle von *N. pictetii*, trat jedoch nicht auf. Die Reaktionen auf die Photoperiodik bei unterschiedlichen Temperaturen fielen innerhalb der Arten gleich, zwischen den Arten aber durchaus gegensätzlich aus. Während es bei *Tetragoneuria cynosura* unter Kurztagbedingungen (11:13) zu einer beschleunigten Entwicklung kam (LUTZ 1974), wurde sie bei *Plathemis lydia* oder *Lestes eurinus* verzögert (SHEPARD & LUTZ 1976, LUTZ 1968). Neuere Untersuchungen wurden an der Gattung *Lestes* durchgeführt (JOHANSSON & ROWE 1999, DE BLOCK & STOKS 2003, 2004, 2005). Unter sich im Jahresverlauf ändernden Photoperioden, die eine Verringerung der für die Entwicklung zur Verfügung stehenden Zeit signalisierten, kam es auch bei diesen Arten zu einer Reduzierung der Entwicklungsdauer. Sie resultierte entweder aus einer Abnahme der Imaginalgröße (DE BLOCK & STOKS 2003, 2004), einer Zunahme der Entwicklungsgeschwindigkeit (DE BLOCK & STOKS 2005) oder beidem (JOHANSSON & ROWE 1999). Ein ähnliches Verhalten zeigen einige Schmetterlingsarten (NYLIN et al. 1989, GOTTHARD et al. 1999, 2000). GOTTHARD et al. (1999) vergleichen die Taktik (Erhöhung der Entwicklungsgeschwindigkeit unter Beibehaltung der Imaginalgröße) mit der Strategie, sowohl die Entwicklungsgeschwindigkeit zu erhöhen als auch die Imaginalgröße zu reduzieren. Sie vermuten, dass die Kosten für hohe Entwicklungsgeschwindigkeiten kleiner sind als für geringere Imaginalgrößen. Mögliche Fitnesskosten beider Merkmale werden im letzten Abschnitt dieses Kapitels diskutiert (ab S. 97). Beachtet werden muss, dass es sich bei den untersuchten *Lestes*- und Schmetterlings-Arten um obligat univoltine Arten handelt. Ihnen stehen bei herannahenden widrigen Umweltbedingungen keine alternativen Entwicklungswege zur Verfügung (siehe auch S. 99).

Im Vergleich zum ersten Experiment dieser Versuchsreihe (S. 80) ergab sich ein entgegengesetztes Resultat. Während sich *N. pictetii* im ersten Experiment unter Langtagbedingungen und 12 °C im Vergleich zu Kurztagbedingungen schneller entwickelte, fiel das Ergebnis im vorliegenden Versuch entgegengesetzt aus. Das kann als prospektiver Anpassungsmechanismus interpretiert werden, der es älteren Larven ermöglichte, die Dauer ihrer Entwicklung unter verschiedenen Tageslängen und Temperaturen flexibel anzupassen. Im ersten Experiment war der Einfluss der Nahrung wahrscheinlich zu groß, so dass er direkte Reaktionen auf unterschiedliche Tageslängen überdeckte.

Die Stufen des Faktors Photoperiodik entsprechen mitteleuropäischen Bedingungen, die etwa Ende Dezember (08:16), Mitte März und Ende September (12:12) bzw. Anfang Juni (16:08) herrschen. In den hier aufgeführten Experimenten konnte erstmals nachgewiesen werden, dass Plekopterenlarven direkt auf unterschiedliche Tageslängen reagieren. Der genaue Schwellenwert der Photoperiodik bzw. der Photoperiodik-Temperatur-Kombination, bei dem es zu einer Umkehrung der Reaktion bezüglich der Entwicklungsgeschwindigkeit

kommt, ist jedoch noch nicht bekannt. Wahrscheinlich ist eine kritische Tageslänge, die deutlich über der eingesetzten minimalen Tageslänge von acht Stunden liegt, da vor allem in der Zeit zwischen Frühjahr und Herbst Adaptationsmechanismen ökologisch sinnvoll sind. Die genaue kritische Schwelle muss durch weitere Versuche ermittelt werden. Um Interaktionen nachweisen zu können, sollten für diese Untersuchungen auch mehrere Temperaturen einbezogen werden. Da sich im Jahresverlauf jeweils zwei Zeitfenster (Frühjahr, Herbst) für eine bestimmte Tageslänge ergeben, sollte geklärt werden, ob *N. pictetii* auch auf die Richtung der täglichen Tageslängenänderung reagieren kann. Diese Anpassung wäre vorteilhaft, da im Herbst ein sich verschlechterndes Klima durch die abnehmende Tageslänge angezeigt wird. Die Larven einer bestimmten Entwicklungsstufe (siehe auch die auf S. 99 diskutierte Entscheidung zugunsten einer „Überwinterung“) könnten ihre Entwicklungszeit verkürzen, um noch vor dem bevorstehenden Winter zu emergieren und sich fortzupflanzen. Zunehmende Tageslängen im Frühjahr hingegen kündigen bessere Temperatur- und Nahrungsbedingungen an. NESTEROVITCH & ZWICK (2003) gehen anhand ihre Freilandbefunde davon aus, dass *N. pictetii* auf die Richtung der Tageslichtänderung in Kombination mit der Temperatur reagieren kann (siehe oben), doch ist eine experimentelle Überprüfung nötig. Unterschiedliche Temperatur-Tageslängen-Kombinationen können auch die Nahrungssituationen verändern und dadurch direkte Reaktionen von *N. pictetii* auf die Photoperiodik überlagern oder außer Kraft setzen (BRADSHAW 1969, 1970, TAUBER & TAUBER 1986). Beispielsweise könnte das unter Kurztagbedingungen zum Jahresbeginn beobachtete Wachstum bei zunehmenden Tageslängen durch eine im Vergleich zum Jahresende verbesserte Nahrungssituation (z. B. durch verstärktes Algenwachstum, vgl. WERNEKE 1997) hervorgerufen werden. Die Larven würden folglich nicht auf die Richtung der Tageslichtänderung, sondern auf eine bestimmte Tageslängen-Nahrungs-Kombination reagieren. Die Temperatur bietet sich im Gegensatz zur Photoperiodik nicht als präziser Zeitgeber an. Sie kann sowohl innerhalb als auch zwischen den Jahren stark variieren, was eine genaue Abschätzung der für die Entwicklung noch zur Verfügung stehenden Zeit erschwert. In Quellbiotopen, mit ihren ganzjährig \pm konstanten Temperaturen ist die Temperatur als Zeitgeber gänzlich ungeeignet.

Im Freiland befindet sich im Jahresverlauf immer eine große Bandbreite unterschiedlich alter Larven im Gewässer (siehe Abschnitt II 1.4.2, S. 7). Dadurch kann grundsätzlich jedes einzelne Larvenstadium unterschiedlichen Tageslängen ausgesetzt sein. Mögliche Unterschiede in der Sensibilität zwischen den Larvenstadien oder Generationen sollten in weiteren Untersuchungen geklärt werden. Dass in ihrer Sensibilität unterscheidbare Entwicklungsstadien innerhalb einer Insektenart vorkommen, zeigt beispielsweise eine Arbeit von GOTTHARD et al. (2000) über *Lasiommata maera* (Lepidoptera). Sie konnten nachweisen, dass die einzelnen Larvenstadien unterschiedlich auf die Photoperiodik reagierten. Die jeweiligen Stadien erhöhten entweder unter kürzeren Tageslängen (2. Larvenstadium im Herbst) oder unter längeren Tageslängen (4. Larvenstadium im Frühjahr) ihre Entwicklungsgeschwindigkeiten. Eine Beschleunigung der Entwicklung konnte dabei nur erfolgen, wenn die Temperaturbedingungen das auch zuließen. DETTINGER-KLEMM (2000, 2002) konnte bei der Zuckmücke *Polypedilum tritum* nachweisen, dass die verzögerte Emergenz unter Kurztagbedingungen durch eine verlangsamte Entwicklung im vierten Larvenstadium verursacht wird. Auch von hemimetabolen Insekten sind unterschiedliche

Empfindlichkeiten bezüglich der Tageslänge in einzelnen Larvenstadien bekannt. KÖPFLI et al. (1987) konnten beispielsweise bei dem Wasserläufer *Gerris odontogaster* zeigen, dass die beiden letzten Larvenstadien sensibel auf Kurztagbedingungen mit der Ausbildung diapausepflichtiger, überwinternder Imagines reagieren. Aus der Ordnung der Libellen sind derartige Anpassungen ebenfalls bekannt. So reagieren *Leucorrhinia dubia* im drittletzten Larvenstadium in einer südschwedischen Population oder *Pyrrhosoma nymphula* im vorletzten Larvenstadium auf Langtagbedingungen mit einer verzögerten Entwicklung (NORLING 1984b, CORBET et al. 1989).

2 Nahrung und intraspezifische Konkurrenz

Die Futterwahlexperimente wiesen nach, dass *Nemurella pictetii* unterschiedliche Futterarten wahrnehmen und gezielt wählen kann. In der Literatur werden verschiedene Parameter zur Beschreibung der Qualität aquatischer Nahrungsressourcen herangezogen. Meist wird sie über den Energie- und Stickstoff- bzw. Proteingehalt der Nahrung abgeschätzt (IVERSEN 1974, ANDERSON & CUMMINS 1979, CUMMINS & KLUG 1979), gelegentlich auch über den Phosphorgehalt (STERNER & SCHULTZ 1998, FROST & ELSEY 2002). Tierische Nahrung weist in dieser Beziehung die höchste Qualität auf, während abgestorbenes pflanzliches Material (z. B. Blatt-Detritus) durch den geringen Gehalt leicht assimilierbarer Kohlenhydrate und Proteine von geringerer Futterqualität ist (CUMMINS & KLUG 1979). Beim Blatt-Detritus spielt jedoch nicht nur dessen eigener Gehalt an Kohlenhydraten und Proteinen, sondern auch der Gehalt der assoziierten Gemeinschaft aus Mikroorganismen (vor allem Bakterien und aquatische Hyphomyceten) eine große Rolle. Er kann den Nährwert der Blätter sogar übersteigen (BÄRLOCHER & KENDRICK 1973, 1975a, WARD & CUMMINS 1979, BÄRLOCHER 1985, GRAÇA et al. 2001, TUCHMAN et al. 2003). Durch die Besiedlung wird zusätzlich auch die Beschaffenheit der Blätter verändert. Das wirkt sich positiv auf die Assimilierbarkeit aus (BÄRLOCHER & KENDRICK 1975b, SUBERKROPP et al. 1983, GRAÇA et al. 1993). Andere Autoren betonen in Bezug auf die Nahrungsqualität die Wichtigkeit von Stoffen, die nur in geringen Mengen benötigt, aber nicht selbst synthetisiert werden können (z. B. bestimmte Amino- und Fettsäuren: ANDERSON & CARGILL 1987, BRETT & MÜLLER-NAVARRA 1997, AHLGREN et al. 1997). Diese essentiellen Verbindungen können allein durch Aufnahme von abgestorbenem pflanzlichem Material, Bakterien oder Pilzen nicht bereit gestellt werden (PHILLIPS 1984). Algen weisen dagegen neben einem hohen Gehalt an Proteinen diese essentiellen Substanzen auf. Das macht sie zu einem hochwertigeren Futter (PHILLIPS 1984, AHLGREN et al. 1992, BRETT & MÜLLER-NAVARRA 1997).

Wie andere Zerkleinerer auch (KAUSHIK & HYNES 1971, GOLLADAY et al. 1983, ARSUFI & SUBERKROPP 1985), bevorzugen die Larven von *N. pictetii* konditionierte gegenüber unkonditionierten Blättern (Versuch Erlenblätter – fünf Konditionierungsstadien, S. 56). Es bestanden zwischen der Faktorstufe, die unkonditionierte Blätter enthielt und den vier Faktorstufen mit konditionierten Blättern mindestens auf dem 1 %-Niveau signifikante Differenzen in der Präferenz für die Nahrung. Statistisch abgesicherte Unterschiede zwischen den vier Konditionierungsstufen konnten jedoch nicht nachgewiesen werden. Vermutlich waren die Erlenblätter dieser Faktorstufen – z. B. in ihrer mikrobiellen Besiedlung (siehe unten) – einander zu ähnlich, um bedeutsame Unterschiede aufzuzeigen.

Bestand das Angebot jedoch nur aus drei, sich bezüglich ihres Konditionierungsgrades deutlicher unterscheidender Futterarten (Konditionierungsdauer: 1 Tag bis maximal 54 Tage), so ist eine hoch bzw. höchst signifikante Präferenz hin zu länger konditioniertem Blattmaterial erkennbar (Experimente: Erlenblätter – 3 Konditionierungsstadien I und II, ab S. 58). Im Verlauf der Konditionierung kommt es zu einer Abfolge in der Besiedlung durch Pilze und Bakterien. Anfangs erschließen vor allem aquatische Hyphomyceten das

Fallaub. Erst später kommen vermehrt auch Bakterien auf, die nach etwa sechs bis acht Wochen ihr Häufigkeitsmaximum auf Erlenblättern erreichen (CHAMIER & DIXON 1982, CHAMIER et al. 1984, HIEBER & GESSNER 2002). *Nemurella pictetii* ist vermutlich in der Lage, die mit zunehmendem Konditionierungsgrad infolge der Besiedlung steigende Nahrungsqualität (KAUSHIK & HYNES 1971, ARSUFFI & SUBERKROPP 1984, GRAÇA et al. 2001) zu erkennen. Die Fähigkeit des selektiven Fressens scheint für Zerkleinerer typisch zu sein (z. B. ARSUFFI & SUBERKROPP 1989, RONG et al. 1995, GRAÇA et al. 2001). Wahrscheinlich bevorzugen die Larven vor allem den auf der Blattoberfläche entstandenen Belag aus Mikroorganismen. Erhärtet wird diese Annahme durch Beschreibungen von STEINER (1987, 1988). Sie untersuchte unter anderem das Fraßverhalten der nahe verwandten Gattung *Protonemura* an konditionierten Ahornblättern. Anhand rasterelektronenmikroskopischer Aufnahmen der Fraßspuren konnte sie zeigen, dass zunächst der Bakterienrasen abgefressen und erst danach das Blatt angefressen wird. Auch die Larven von *N. pictetii* „beißen“ nicht – wie man es beispielsweise von *Gammariden* kennt – ganze Stücke aus dem Blatt heraus, sondern schaben an der Oberfläche. Dadurch wird das Blatt immer dünner und es bleibt schließlich nur noch die Blattnervatur erhalten. GROOM & HILDREW (1989) erwähnen ebenfalls, dass *N. pictetii* in der Lage ist, den Aufwuchs der Blätter abzuraspeln.

Im Futterwahlversuch ‘Breite Auswahl an unterschiedlichen Futterarten’ (S. 62) zeigte sich, dass *N. pictetii* Biofilm gegenüber allen anderen Futterarten deutlich bevorzugt. Sie wählt damit zwar nicht das hochwertigste angebotene Futter (zerkleinerte Gammariden), aber dennoch eine im Vergleich zum konditionierten Erlenblatt sehr gute Nahrungsqualität (siehe oben). An dieser Futterart fraßen zwischenzeitlich bis zu 79 %, mindestens jedoch 39 % aller sich auf den verschiedenen Futterarten befindenden Tiere. Das verdeutlicht die hohe Präferenz. Gammariden, Erlenblätter oder die Grünalge *Spirogyra* wurden auf geringem Niveau, etwa zu gleichen Teilen, gefressen. Für das Abkratzen des Biofilms könnte *N. pictetii*, ähnlich wie von STEINER (1987) von anderen Nemouriden beschrieben, die Laciniaspitze benutzen.

Besonders offensichtlich wird die Biofilm-Präferenz im direkten Erlenblatt – Biofilm-Vergleich (S. 64). Bis zu 84 % der fressenden Tiere befanden sich auf den Biofilm-Kacheln. Wenn *Nemurella pictetii* imstande ist, von den Erlenblättern – wie oben ausgeführt – hauptsächlich den Belag aus Mikroorganismen selektiv abzuweiden, ist auch verständlich, dass sie Biofilm präferiert. Sie ist zum einen morphologisch dazu in der Lage, zum anderen ist Biofilm durch die Dominanz von Algen in Bezug auf die oben genannten essentiellen Stoffe hochwertiger als der sich in Dunkelheit auf den Blättern entwickelnde Belag aus Bakterien und Pilzen (PHILLIPS 1984). Darmanalysen von *N. pictetii* bestätigen, dass der überwiegende Teil der Nahrung aus Algen bestehen kann (LEDGER & HILDREW 2000a, DANGLES 2002).

Trotz signifikanter Unterschiede in der Anzahl der Larven zwischen den im Versuch ‘Biofilme – fünf Altersstadien’ (S. 66) eingesetzten Treatments konnten aufgrund von Dispersionsunterschieden keine Einzelvergleiche angestellt werden. Dennoch ist ein leichter Trend erkennbar (Abbildung 25). *Nemurella pictetii* bevorzugte länger exponierte gegenüber kürzer exponierten Biofilmen. Sie zog dickere Biofilme vor, die sich mit zuneh-

mendem Alter ausbilden. Wie einzelne Stichproben zeigten, ist die Dickenzunahme mit einer Verschiebung der Artenzusammensetzung von coccalen hin zu von fadenförmigen Blaualgen dominierten Gemeinschaften verbunden.

Die hohe Mobilität von *N. pictetii* (eigene Beobachtungen, WINTERBOTTOM et al. 1997, JONSSON & MALMQVIST 2003) begünstigt eine schnelle Wahl der präferierten Nahrung. Auch STEINER (1991) erwähnt bei der nahe verwandten Art *Protonemura nitida* das schnelle Aufspüren bevorzugter Substrate innerhalb von einer Stunde. Allgemein scheinen mobile Arten ein höher selektives Fraßverhalten als weniger bewegliche Arten zu zeigen (FRIBERG & JACOBSEN 1994, BÄRLOCHER 1985, ARSUFFI & SUBERKROPP 1989). Eine Abwägung zwischen dem Fraß niederwertigerer Nahrung einerseits und den Kosten für die Suche nach besseren Nahrungsquellen andererseits fällt bei *N. pictetii* zu Gunsten der Futtersuche aus. Sie ist durch ihre hohe Beweglichkeit in der Lage, neue und gute Nahrungsressourcen schnell zu erschließen. Das zeigt die Betrachtung der Larvenanzahl zu den verschiedenen Messzeitpunkten deutlich. Schon nach 20 bis 30 Minuten hatten die Tiere ihre präferierte Nahrung gefunden.

Durch die statistische Auswertung möglicher Unterschiede in der Gesamtlarvenzahl aller Futter-Faktorstufen zwischen drei Messzeitpunkten (0:40, 4:00, 24:00 Stunden) sollte geklärt werden, ob es im zeitlichen Verlauf zu Unterschieden in der Fraßaktivität von *N. pictetii* kommt. Dabei wiesen drei der sechs Versuche jeweils signifikante Unterschiede in der Gesamtlarvenzahl aller Futter-Faktorstufen auf. Die Differenzen wurden dabei durch Larven verursacht, die sich auf Futtersuche und damit zwischen den „Futterstellen“ befanden. Im Versuch ‘Breite Auswahl an unterschiedlichen Futterarten’ resultierten die Unterschiede aus der Abnahme der Larvenzahl auf dem Biofilm-Treatment. Warum dies geschah, ist unklar. Beim direkten Biofilm-Erlenblatt-Vergleich konnte dagegen eine leichte Zunahme der Larvenzahl auf dem Biofilm verzeichnet werden. Möglicherweise kann die Ab- und Zuwanderung von Larven als die Vermeidung einer Konkurrenzsituation interpretiert werden. Stehen hinsichtlich ihrer Nahrungsqualität ähnliche Futterarten (Erlenblätter – 5 Konditionierungsstadien oder Biofilme – 5 Altersstadien) zur Verfügung, sind starke Konkurrenzsituationen um eine gute Nahrungsressource nicht gegeben. Die Tiere verteilen sich gleichmäßiger über alle Treatments. Eine Änderung der Gesamtlarvenzahl auf ihnen ist dann im zeitlichen Verlauf nicht feststellbar.

Als Ergebnis des Wachstumsversuchs bei unterschiedlicher Futterqualität (S. 68) wurde ein deutlicher Entwicklungsvorsprung der mit Biofilm gefütterten Larven gegenüber den mit konditionierten Erlenblättern gehälterten Larven festgestellt. Das war neben den Kopfkapselbreiten und Trockengewichten auch an den am Versuchsende erreichten Larvenstadien deutlich zu erkennen. Die Mehrzahl der Tiere der Biofilm-Faktorstufe war in der Lage, innerhalb von einem Monat mindestens vier Larvenstadien mehr als die Vergleichsgruppe mit Erlenblattnahrung zu durchlaufen (von einem Stadium ohne Flügelscheiden bis zum vorletzten Stadium, siehe Abbildung 27, S. 70).

Die eingangs aufgestellte Hypothese, dass die Entwicklungsgeschwindigkeit von *N. pictetii* bei guter im Vergleich zu geringerer Futterqualität höher ist, konnte daher bestätigt werden. Höhere Wachstumsraten bei besserer Futterqualität sind auch bei anderen aqua-

tischen Organismen nachgewiesen worden. Oft handelt es sich um Untersuchungen möglicher Unterschiede innerhalb des gleichen Nahrungstyps, wie beispielsweise unterschiedliche Blattarten (IVERSEN 1974, ALBARINO & BALSEIRO 2001), durch verschiedene Mikroorganismen besiedelte Blätter der gleichen Art (LAWSON et al. 1984, ARSUFFI & SUBERKROPP 1986) oder um unterschiedliche Biofilmqualitäten (FROST & ELSEER 2002). Von einer Beschleunigung des Wachstums mit steigender Nahrungsqualität wird auch berichtet, wenn ein breiteres Angebot verschiedener Nahrungsarten eingesetzt wurde (Trichoptera: FRIBERG & JACOBSEN 1999, FULLER & MACKAY 1981, FULLER & FRY 1991; Ephemeroptera: BIRD & KAUSHIK 1984, HAWKINS 1986). Im Gegensatz zu diesen Resultaten konnten MIHUC & MIHUC (1995) bzw. MIHUC & MINSHALL (1995) keine Unterschiede im Wachstum zweier Nemouriden-Arten zwischen Biofilm und CPOM-Nahrung feststellen. Sie erklären das mit der generalistischen Ernährungsweise der Arten. Diese Argumentation scheint fraglich, da die Nahrungsaufnahme nicht unmittelbar mit der Digestions- und Assimilationseffizienz in Zusammenhang stehen muss. Das zeigen die oben angeführten Beispiele und auch die für *Nemurella pictetii* festgestellten Beziehungen. Die in den oben erwähnten Arbeiten untersuchten Arten können im Sinne der Ernährungsweise als Generalisten bezeichnet werden, zeigen aber je nach Nahrungsqualität unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeiten. Diese Fähigkeit erlaubt es den Arten, ein breites Spektrum unterschiedlicher Nahrungsressourcen zu nutzen, ohne sich auf einen bestimmten Nahrungstyp zu spezialisieren. Je nach Verfügbarkeit können sie dann mit der hochwertigsten Nahrung die größtmögliche Entwicklungsgeschwindigkeit erzielen.

Die in den Versuchen verwendeten Biofilme entsprachen mit ihren hohen Pigmentkonzentrationen und ihrer hohen Biomasse Verhältnissen, wie sie im Breitenbach nur gelegentlich auftreten (COX 1990b, WERNEKE 1997, GERGS 2004). Dennoch deuten eigene Beobachtungen mit ausgebrachten Tonkacheln am Fundort Breitenbach darauf hin, dass dünnere Aufwuchsschichten von *N. pictetii* ebenso als Nahrungsressource genutzt werden. Darüber hinaus konnte *N. pictetii* auch beim Vorhandensein anderer Weidegänger (z. B. *Agapetus fuscipes*) auf den Biofilmen beobachtet werden. Ein weiteres Indiz für eine im Freiland ausgeprägte Algivorie dieser Art – verbunden mit höheren Entwicklungsgeschwindigkeiten – ist die Tatsache, dass sich die hohen Wachstumsraten von *N. pictetii* im Frühjahr und Spätsommer im Breitenbach (WOLF & ZWICK 1989, NESTEROVITCH & ZWICK 2003) gut mit den zu diesen Jahreszeiten dort ausgeprägten Algenmaxima decken (COX 1990b, WERNEKE 1997). Auch LEDGER & HILDREW (2000a) konnten durch Darmanalysen zeigen, dass sich der in einem englischen Fließgewässer im Winter und Frühjahr verstärkt aufkommende Biofilm auch in der präferierten Nahrung von *N. pictetii* widerspiegelt. Die opportunistische Ernährungsweise scheint es *N. pictetii* aber hauptsächlich unter konkurrenzarmen Bedingungen zu ermöglichen, hochwertige Nahrungsquellen in Form von epilithischen Biofilmen zu nutzen. Das lassen Daten von einem taxaarmen sauren Fließgewässer in England vermuten (WINTERBOURN et al. 1992, LEDGER & HILDREW 2000b, 2001). Daneben darf die Bedeutung sich auf Blattpaketen ansiedelnder Algen für die Ernährung detritivorer Insektenarten jedoch nicht unterschätzt werden (ANDERSON & CARGILL 1987). So fanden MAYER & LIKENS (1987) auf Blättern eine Algendichte, die

etwa 70 % der auf Steinen entsprach. Vergleichbare Angaben machte NAIMAN (1983), der einige kanadische Fließgewässer untersuchte. Ähnliche Verhältnisse dürften auch für das Sediment gelten (COX 1990b).

Im Vergleich zu anderen Algengruppen werden Blaualgen häufig niedrige Futterqualitäten zugeschrieben. Sie sollen insbesondere durch den geringen Gehalt an Fettsäuren, besonders an essentiellen, mehrfach ungesättigten Fettsäuren bedingt sein (AHLGREN et al. 1990, AHLGREN et al. 1992, BRETT & MÜLLER-NAVARRA 1997). Einige Arten erwiesen sich darüber hinaus als toxisch für benthische Muschelkrebse (MILLS & WYATT 1974) oder Zuckmückenlarven (BECHER & JÜTTNER 2004). Bezüglich ihres hohen Proteingehalts stellen Blaualgen jedoch eine hochwertige Nahrung dar (NAGARKAR et al. 2004). In den durchgeführten Experimenten zeigte *Nemurella pictetii* nicht nur eine Präferenz für diese Nahrungsressource, sondern mit ihr auch hohe Entwicklungsgeschwindigkeiten. Eine toxische Wirkung der Algen war nicht nachweisbar, da die Erhöhung der Entwicklungsgeschwindigkeit innerhalb der Biofilm-Faktorstufe zwar mit einem geringen Anstieg der Larvensterblichkeit verbunden, aber nicht signifikant von der Vergleichsgruppe verschieden war ($p = 0.153$). Die geringe Sterblichkeit macht auch die oft vermutete Verringerung der juvenilen Überlebensfähigkeit bei hohen Entwicklungsgeschwindigkeiten, die unter anderem durch eine sogenannte verringerte „Qualitätskontrolle“ bedingt sein soll (ARENDT 1997, GOTTHARD 2001), unwahrscheinlich (zur Problematik möglicher Fitnesskosten bei hohen Entwicklungsgeschwindigkeiten siehe S. 97).

Aus beiden Versuchen wird deutlich, dass das Fraßverhalten von *Nemurella pictetii* – wie von VADAS (1977) und LARSON et al. (1980) für Seeigel postuliert – als optimierende Strategie zur Maximierung des Reproduktionserfolges angesehen werden kann. Die Larven können bei Verfügbarkeit hochwertiger Nahrung diese wählen, ingestieren, assimilieren und zeigen damit eine höhere Entwicklungsgeschwindigkeit. Sie sind dadurch in der Lage, ihre Larvalphase zu verkürzen und auf diese Weise ihre Fitness zu erhöhen.

Die folgenden Experimente analysierten die Bedeutung der intraspezifischen Konkurrenz auf die Larvalentwicklung von *Nemurella pictetii*.

Deutliche Differenzen in der Entwicklungsgeschwindigkeit konnten zwischen Larven, die unterschiedlichen Larvendichten ausgesetzt waren, nachgewiesen werden (Versuch: Mittleres Wachstum und Larvendichte, S. 71). Die höchst signifikanten Unterschiede wurden durch intraspezifische Konkurrenz ausgelöst.

Eigene Beobachtungen deuten darauf hin, dass sich die Larven – zumindest bei ausgeprägtem Futtermangel – auffallend aggressiv verhalten. Sie zeigten dabei ähnliche Verhaltensweisen, wie sie auch BOHLE (1978) von *Baetis rhodani* (Ephemeroptera) bei hohen Individuendichten schildert. Er beschreibt ein häufiges „Anrempleln“ von der Seite oder ein ruckweises Schlagen mit den Schwanzfäden gegen den Kontrahenten. Darüber hinaus konnte bei *N. pictetii* beobachtet werden, dass sich die Tiere häufig Kopf an Kopf gegenüber standen, mit ihren Mandibeln drohten und sich überdies bisweilen gegenseitig Fühler

und Cerci abbissen. Vorstellbar wäre demnach eine Art „kritische Distanz“ um jede Larve, wie sie auch bei anderen aquatischen Insektenarten im Zusammenhang mit einem Territorialverhalten beobachtet werden konnte (Plecoptera: SJÖSTRÖM 1985, Odonata: BAKER 1980). Beispielsweise besetzen bei *Coenagrion resolutum* (Odonata) einzelne Individuen einen Bereich mit hochwertigen Futterressourcen (BAKER 1980). Solche Tiere könnten durch die gute Nahrungssituation ihre Entwicklung gegenüber anderen Larven steigern. PECKARSKY & COWAN (1991) beschrieben derartige (bei hohen Larvendichten im Vergleich zu niedrigeren Dichten) im Versuchsverlauf entstehende Größenunterschiede von zwei karnivoren Plekopterenarten. Vergleichbare Mechanismen scheinen im vorliegenden Experiment aber nicht der ausschlaggebende Grund für die festgestellten Entwicklungsunterschiede zu sein. Die Analyse der Variablen maximale Kopfkapselbreite-Differenz widersprach dieser Hypothese. Bei hoher Larvendichte zeigten die Tiere gegenüber der Vergleichsgruppe bei niedriger Larvendichte nur geringfügig höhere Spannweiten der Kopfkapselbreiten (Abbildung 29, S. 75). Statistisch abgesicherte Unterschiede konnten nicht festgestellt werden ($p = 0.414$). Am Versuchsende existierten keine durch ihre Größe von den restlichen Larven unterscheidbaren Tiere. Eine Unterdrückung eines Teiles der Larven durch andere kann demnach ausgeschlossen werden.

Die Tatsache, dass die maximale Kopfkapselbreite-Differenz der Larven in beiden Faktorstufen ähnlich war, sich die mittleren Kopfkapselbreiten und die am Versuchsende erreichten Larvenstadien zwischen den Faktorstufen aber deutlich unterschieden, macht zwei andere Ursachen wahrscheinlicher.

Bei hoher Larvendichte könnte ein häufiger Kontakt der Tiere untereinander eine Ursache für die geringere Entwicklungsgeschwindigkeit sein („Störkonkurrenz“). Diese Art der Konkurrenz ist der Interferenz zuzuordnen. Wie schon erwähnt, sind *Nemurella pictetii*-Larven sehr aktiv und häufig in Bewegung (eigene Beobachtungen, vgl. auch WINTERBOTTOM et al. 1997, JONSSON & MALMQVIST 2003). Der durch die Interaktionen ausgelöste Stress wäre mit gesteigerter lokomotorischer Aktivität und reduzierter Nahrungsaufnahme verbunden. Dadurch würde weniger Energie für Stoffwechselvorgänge und den Aufbau von Biomasse zur Verfügung stehen.

Die zweite Überlegung bezieht sich auf die Möglichkeit einer exploitativen Konkurrenz. Futtermangel in Form des Fehlens hochwertiger Nahrung (z. B. Blattflecken mit hoher mikrobieller Besiedlung) könnte die verlangsamte Entwicklung der Larven bei hoher Dichte verursacht haben. Der gemeinsame Verbrauch hochwertiger Nahrungsressourcen würde erklären, warum sich bei hoher Larvendichte alle Tiere langsamer entwickelten als die der Vergleichsgruppe bei niedriger Larvendichte. Eine genauere Eingrenzung des intraspezifischen Konkurrenz-Typus zwischen den Larven von *N. pictetii* kann anhand dieser Daten jedoch nicht vorgenommen werden.

Präzisere Aussagen sollte die Analyse der aufgenommenen Nahrungsmenge bei unterschiedlicher Larvendichte (gemessen als Kotmenge, S. 75) ermöglichen. Sie ergab einen deutlichen Zusammenhang zwischen der Kotmenge pro Larve und der Larvendichte. Bei hohen Larvendichten war die abgegebene Kotmenge pro Larve deutlich geringer als bei niedriger Larvendichte ($p < 0.001$). In Anbetracht der kurzen Versuchszeit und der Tat-

sache, dass die verbliebene Nahrungsmenge bei Versuchsende im Mittel noch etwa 90 % der Startmenge betrug (Abbildung 30 rechts, S. 77) und Biofilm als hochwertige Nahrung gilt (siehe oben), kann nicht von einer Konkurrenz um Futter und damit von exploitativer Konkurrenz ausgegangen werden. Vielmehr scheint Interferenz (Konkurrenz um Raum) ausschlaggebend zu sein. In einer neueren Arbeit fanden JONSSON & MALMQVIST (2003) vergleichbare Resultate. Sie untersuchten unter anderem den Blattmasseverlust konditionierter Erlenblätter in Abhängigkeit von der Dichte von *N. pictetii*-Larven und fanden ebenfalls einen negativen Zusammenhang. Die Autoren begründen ihr Resultat auch mit der hohen Aktivität der Art und schließen auf Interferenz. Die Erklärung scheint schlüssig. Im Gegensatz zu den Ergebnissen von JONSSON & MALMQVIST und mir stellten Arbeiten, die sich mit intraspezifischen Konkurrenzbedingungen „langsam weidender“ Arten wie beispielsweise Trichopteren (HART 1987, LAMBERTI et al. 1987) oder Gastropoden (CROSS & BENKE 2002) beschäftigten, nicht Interferenz sondern exploitative Konkurrenz als maßgeblicheren Einflussfaktor fest.

Zusammenfassend kann davon ausgegangen werden, dass – bedingt durch die hohe Aktivität der Larven – Interferenz die intraspezifische Konkurrenzsituation dominiert. Dabei können sich jedoch nicht einzelne Tiere auf Kosten anderer durchsetzen. Vielmehr sind alle Larven von einem häufigen Aufeinandertreffen betroffen. Das schlägt sich in einer verringerten Nahrungsaufnahme und einer daraus folgenden geringeren Entwicklungsgeschwindigkeit aller Individuen nieder. Das gilt zumindest für räumlich begrenzte Habitate. Stehen den Tieren Ausweichmöglichkeiten zu Verfügung, sind aber auch Abwanderungsbewegungen vorstellbar. Dafür spricht das aggressive Verhalten dieser Art. Konkurrenzbedingungen sind bei den an manchen Fundorten vorhandenen hohen Larvendichten von weit über 9000 Individuen pro Quadratmeter (siehe S. 7) ein entscheidender, auf den Lebenszyklus der Art wirkender Umweltfaktor.

3 Bedeutung der Umweltfaktoren für die Ausbildung des Lebenszyklus

Nemurella pictetii ist durch ihren hoch variablen Lebenszyklus ausgezeichnet. Er kann von mehreren Monaten (WOLF 1986) bis zu zwei Jahren (BRITTAİN 1978) variieren. In den vorangegangenen Abschnitten der Diskussion wurde ausgeführt, wie die Larven von *N. pictetii* auf die Veränderung einzelner Umweltfaktoren reagieren. Im folgenden Abschnitt werden diese Reaktionen im Hinblick auf die Länge der gesamten Larvalphase betrachtet.

Die Temperatur übt zweifellos den überragenden Einfluss auf die Länge der Larvalphase aus. Sie nimmt sowohl indirekt über die Nahrungsqualität und -quantität als auch direkt über die Stoffwechselaktivität Einfluss. Die Beeinflussung der Stoffwechselaktivität konnte in dieser Arbeit durch die Verdopplung der Entwicklungsdauer bei einer Reduzierung der Temperatur von 12 auf 6 °C nachgewiesen werden. Je nach Vorkommen innerhalb ihres Verbreitungsgebietes lassen sich deshalb deutliche Unterschiede in der Länge der Lebenszyklen erklären. Sie ergeben sich durch die abnehmende Temperatur bei zunehmendem Breitengrad, zunehmender Höhe über dem Meeresspiegel, aber auch zunehmender Kontinentalität. So zeigte *N. pictetii* beispielsweise in Norwegen, in einem nur von Juli bis September eisfreien Gewässer in über 1200 m Höhe, eine zweijährige Entwicklung (BRITTAİN 1978). Allerdings gibt der Autor nicht den exakten Temperaturverlauf des Gewässers an, doch betrugen die mittleren monatlichen Lufttemperaturen im Untersuchungsjahr 1974 von Juli bis September ca. 7.6, 7.1 bzw. 2.6 °C. Die Wassertemperaturen dürften dementsprechend sehr niedrig ausfallen. Für das Jahr 1971 betrug die maximale Wassertemperatur beispielsweise 7.7 °C (BRITTAİN 1974). Im südlichen Europa, in den französischen Pyrenäen, könnte *Nemurella pictetii* nach den von LAVANDIER & DUMAS (1971) veröffentlichten Benthos- und Emergenzdaten durchaus eine trivoltine Entwicklung aufweisen. Die Wassertemperaturen werden mit minimal 8.5 (Februar) bzw. maximal 13 °C (August, September) angegeben. Weitere Vorkommen entlang der Breitengrade und in unterschiedlichen Höhen über dem Meeresspiegel gibt Tabelle 1 (S. 4). Obwohl die Temperatur eine derartig große Wirkung auf die Entwicklungsdauer besitzt, lassen sich nicht alle Wachstumsmuster mit ihr erklären. So fand THORUP (1963) an einer dänischen Quelle mit ganzjährig konstanten Temperaturen von 7.5 °C einen Wachstumsstopp von *N. pictetii*-Larven im Herbst und Winter sowie schnelles Wachstum im Frühjahr.

Vorraussetzung für eine beschleunigte Entwicklung bei optimalen Temperaturen ist eine gute Nahrungssituation. Die generalistische Ernährungsweise, verbunden mit der hohen Mobilität, erlaubt es *Nemurella pictetii*, eine große Breite unterschiedlicher Nahrungsressourcen zu nutzen, wobei sie Biofilme bevorzugt. Entsprechend der Nahrungsqualität resultieren daraus unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeiten.

Bei hohen Larvendichten kann jedoch trotz guter Nahrungsressourcen keine beschleunigte Entwicklung erfolgen. Unter solchen Bedingungen wirkt vor allem der zur Verfügung

stehende Raum und nicht die Nahrung limitierend. Von der Interferenz sind nachweislich alle Larven dieser sehr mobilen Art betroffen.

Änderungen der Tageslänge wiederum verlaufen häufig gleichsinnig mit Änderungen der Wassertemperatur. So ist beispielsweise besonders im Frühjahr die zunehmende Tageslänge mit einem Anstieg der Wassertemperatur verbunden und beeinflusst dadurch auch die Nahrungssituation positiv (SWEENEY & VANNOTE 1986, DENICOLA 1996). Die Tageslänge wirkt aber auch direkt auf den Stoffwechsel von *Nemurella pictetii*. Wie gezeigt werden konnte, bewirken kurze gegenüber langen Tageslängen bei günstigen Temperaturbedingungen zumindest in den älteren Larvenstadien eine Verkürzung der Entwicklungsdauer durch Erhöhung der Entwicklungsgeschwindigkeit. Die Photoperiodik wird demnach als Proximatfaktor für das Herannahen ungünstiger Bedingungen genutzt.

Wie die Temperatur, so zeigt auch das Tageslängenregime latitudinal bedingte Unterschiede. Die für die mitteleuropäischen Populationen von *N. pictetii* nachgewiesenen Beziehungen zwischen Tageslänge, Temperatur und Entwicklungszeit müssen nicht für alle Populationen innerhalb ihres Verbreitungsgebietes gelten. Untersuchungen an den beiden Libellenarten *Leucorrhinia dubia* und *Coenagrion hastulatum* zeigten beispielsweise, dass diese Beziehungen in Abhängigkeit von ihrem geografischen Vorkommen unterschiedlich ausfallen können (NORLING 1984a, 1984c). Auch von Tagfaltern sind derartige Anpassungen bekannt (NYLIN et al. 1995, NYLIN et al. 1996, GOTTHARD 1998).

Die optimale Entwicklungsgeschwindigkeit eines Organismus in einer speziellen Umgebung muss aber nicht notwendigerweise die maximale sein, da mit ihr auch Kosten verbunden sind (WERNER & ANHOLT 1993, GOTTHARD et al. 2000). Die Kosten (physiologische, ökologische Kosten, Entwicklungskosten - siehe GOTTHARD 2001) führen zu einer verringerten Fitness, weshalb die maximal mögliche Entwicklungsgeschwindigkeit nicht immer voll ausgenutzt wird (GOTTHARD et al. 1994, 1999). Als physiologische Kosten einer schnellen Larvalentwicklung wird die verringerte Fähigkeit, widrige Umweltbedingungen wie beispielsweise Futtermangel zu ertragen, genannt (GOTTHARD et al. 1994, ARENDT 1997). Da hohe Entwicklungsgeschwindigkeiten mit hohen Stoffwechselleistungen verbunden sind, wird versucht, die verringerte „Hungerresistenz“ folgendermaßen zu erklären. GOTTHARD et al. (1994) postulieren, dass in Zeiten ohne ausreichende Nahrungsressourcen die körpereigenen Reserven schneller aufgebraucht werden. Eine andere Untersuchung deutet darauf hin, dass Tiere mit hohen Entwicklungsgeschwindigkeiten weniger Reservestoffe aufbauen (CHIPPINDALE et al. 1996). Steinfliegen speichern Reservestoffe in Fettkörpern. Über deren genauen Aufbau und deren Inhaltsstoffe ist jedoch noch wenig bekannt (ZWICK 1980). Lediglich der Lipidgehalt einzelner Arten (Perlidae) wurde näher untersucht. Dabei wurden Werte zwischen sechs und 18 % des Körpergewichts (bezogen auf das Trockengewicht) festgestellt (HANSON et al. 1985, MEIER et al. 2000). Über mögliche Veränderungen bei widrigen Umweltbedingungen ist nichts bekannt. Eine Untersuchung im Hinblick auf den Lipidgehalt von *Lestes viridis*-Imagines (Odonata), während der die Larven im Vorfeld unterschiedlichen saisonalen Bedingungen ausgesetzt waren, zeigte jedoch keinen Einfluss (ROLFF et al. 2004). Entwicklungskosten können sich in Form einer verringerten „Qualitätskontrolle“ manifestieren und in Störungen sowie Defekten beim Aufbau körpereigener Substanzen niederschlagen (Beispiele in ARENDT 1997).

Generell kann für *N. pictetii* festgestellt werden, dass die Überlebensrate der Larven bei allen Versuchen, in denen Biofilm als Nahrung verwendet wurde, sehr hoch war und nur ausnahmsweise unter 100 % lag. Kosten im Sinne der oben aufgeführten wurden während der Versuchszeit nicht sichtbar. Zudem erlaubt die generalistische Ernährungsweise die Nutzung vielfältiger Nahrungsressourcen. Das reduziert die Wahrscheinlichkeit von Hungersituationen.

Unter ökologischen Gesichtspunkten ist vor allem das Risiko, Beute eines Räubers zu werden, bedeutsam. Eine schnelle Entwicklung bedingt einen hohen Stoffwechsel, der wiederum nur durch eine erhöhte Nahrungsaufnahme gewährleistet werden kann. Dazu ist aber eine gesteigerte Aktivität erforderlich, was die Wahrscheinlichkeit erhöht, von einem Räuber gefressen zu werden (GOTTHARD 2000). Das Verhalten von *Nemurella pictetii* bei Anwesenheit eines Räubers wurde nicht untersucht, doch ist ein Räuberdruck an bestimmten Fundorten durchaus gegeben (HILDREW & TOWNSEND 1982, LANCASTER et al. 1991, WOODWARD & HILDREW 2002).

Die Entwicklungsdauer kann – außer durch eine beschleunigte Entwicklungsgeschwindigkeit – auch durch eine reduzierte Imaginalgröße verkürzt werden. Doch auch hierbei entstehen bei Insekten Kosten im Sinne einer verringerten Fitness. Bei weiblichen Tieren ist die Körpergröße eng mit deren Fruchtbarkeit korreliert (PECKARSKY & COWAN 1991, BERRIGAN 1991, HONEK 1993, YOSHIMURA 2003). CORKUM et al. (1997) betonen, dass dadurch auch die Größe der einzelnen Eier und damit der Größe und Fitness der Nachkommen beeinflusst werden kann.

Eine Abnahme der adulten Körpergröße mit der Zeit ist bei *N. pictetii* sowohl innerhalb jeder, als auch zwischen beiden Kohorten im Breitenbach-Zufluss zu beobachten (WOLF & ZWICK 1989). Die Reduzierung wird schon in den älteren Larvenstadien sichtbar. Ein relevanter Umweltfaktor muss demnach mindestens schon in diesen Stadien wirken (NESTEROVITCH & ZWICK 2003). Über die Ursache unterschiedlicher intraspezifischer Imaginalgrößen im Jahresverlauf existieren in der Literatur verschiedene Hypothesen. Diskutiert werden rein physiologische oder adaptive Reaktionen, wobei im Einzelfall eine genaue Unterscheidung schwer fallen kann (BLANCKENHORN 1997). Meist wird als Ursache einer abnehmenden Körpergröße die Temperatur vermutet (Übersicht in HAYASHI 1990, ATKINSON 1994), die unterschiedliche physiologische Reaktionen bewirken soll (LONSDALE & LEVINTON 1985, HOGUE & HAWKINS 1991, SWEENEY & VANNOTE 1978). Darüber hinaus können auch die Nahrungsbedingungen (Übersicht in HAYASHI 1990) Einfluss auf die Körpergröße haben. Der Vergleich der eigenen Daten (unterschiedliche Körpergrößen in Abhängigkeit von der Tageslänge, Abbildung 17, S. 50) mit den im Freiland gefundenen Verhältnissen (WOLF & ZWICK 1989, NESTEROVITCH & ZWICK 2003) verweist auf adaptive Reaktionen mit Hilfe der Photoperiodik. Die bei diesen Überlegungen vermutete Verringerung der Entwicklungszeit (ABRAMS et al. 1996, GOTTHARD 2001), konnte im entsprechenden Experiment allerdings nicht nachgewiesen werden.

Auch die Anzahl der Generationen, die eine Art pro Jahr hervorbringt, ist für die Ausbildung der Imaginalgröße von Bedeutung. Beispielsweise kann der Wechsel von einer

uni- zu einer bivoltinen Entwicklung mit einer Änderung der Körpergröße verbunden sein. Die für das Wachstum zur Verfügung stehende Zeit „teilt“ sich in diesem Fall auf zwei Generationen auf. Die Körpergröße reduziert sich (ROFF 1980, 1983, JOHANSSON 2003).

Die Schwierigkeit bei der Betrachtung flexibler Lebenszyklen besteht in der Tatsache, dass viele Überlegungen und Modelle von univoltinen Spezies ausgehen, die keine überlappenden Generationen besitzen (ABRAMS & ROWE 1996, ABRAMS et al. 1996, BLANCKENHORN 1998). Eine „Abwägung“ zwischen ein oder zwei Generationen im Jahr ist bei diesen Arten nicht möglich. Hoher „Zeitstress“ kann nur durch eine abnehmende Körpergröße und eine erhöhte Wachstumsgeschwindigkeit kompensiert werden. Nur so ist es dem univoltinen Individuum möglich, seinen Lebenszyklus erfolgreich abzuschließen.

Bei nicht obligat univoltinen Arten können andere Umweltfaktoren die Reaktion auf durch die Photoperiodik signalisierten Zeitdruck außer Kraft setzen. Diesen Arten stehen alternative Entwicklungswege zur Verfügung, die ihnen andere Reaktionsmöglichkeiten bieten. So nehmen JOHANSSON et al. (2001) bei *Lestes sponsa* (Odonata) an, dass – wenn die Nahrungsbedingungen nicht optimal sind – die Larven ihre Entwicklungsgeschwindigkeit trotz Zeitdruck reduzieren und überwintern. Ähnliche Vermutungen äußern MARTIN et al. (1991) bei einer anderen Libellenart (*Epiptera cynosura*). Sie nehmen an, dass durch hohe Konkurrenz oder Räuberdruck die Entwicklung verlangsamt wird. Das ist mit einem Wechsel von einer univoltinen zu einer semivoltinen Entwicklung verbunden. Auch terrestrische Insektenarten zeigen „Entscheidungen“, die mit den Kosten und Nutzen einer Veränderung der Imaginalgröße verbunden sind. FORREST (1987) konnte bei der Maulwurfsgrille *Scapteriscus acletus* zeigen, dass Individuen, die im Herbst eine bestimmte Größe noch nicht erreicht hatten, in juvenilen Stadien den Winter überdauerten und sich erst im kommenden Frühjahr zum adulten Insekt entwickeln. Auf diese Weise hatten sie die Möglichkeit, ihre Imaginalgröße zu erhöhen. Auch *Nemurella pictetii* stehen durch ihren nicht starr festgelegten Entwicklungszyklus alternative Entwicklungswege offen. Eine mit hoher Wachstumsgeschwindigkeit und geringer Imaginalgröße verbundene geringe Fitness kann durch die Verlängerung des Entwicklungszyklus vermieden werden.

In einer komplexen Umwelt ist es vorteilhaft, wenn einer Art viele alternative Entwicklungswege zur Verfügung stehen und sich jedes Individuum flexibel den einwirkenden Umweltfaktoren anpassen kann (DANKS 1991). Da die Umweltfaktoren in einem Habitat sowohl zeitlich als auch räumlich nie homogen sind, kann das zur Aufspaltung einer Population in mehrere Kohorten mit unterschiedlichen Entwicklungszeiten führen. Obwohl derartige Kohortenbildungen für aquatische Insektenarten vielfach nachgewiesen wurden (Odonata: BAKER & CLIFFORD 1981, KRISHNARAJ & PRITCHARD 1995, FERRERAS-ROMERO et al. 1999, Ephemeroptera: SVENSSON 1977, HORST & MARZOLF 1975, Plecoptera: TOWNSEND & PRITCHARD 1998, Trichoptera: IVERSEN 1976, KARLSTRÖM 1976, Diptera: PRITCHARD 1976, 1980, ROSENBERG et al. 1977), sind die zugrunde liegenden Ursachen meist unklar. In manchen Fällen wird der sich über einen gewissen Zeitraum erstreckende Schlupf der Erstlarven für die Aufspaltung verantwortlich gemacht (Odonata: PARR 1970, INGRAM & JENNER 1976, NORLING 1984a, Plecoptera: MOREIRA & PECKARSKY 1993). Die zu Beginn schlüpfenden Larven hätten einen Entwicklungsvorteil,

den die spät schlüpfenden Larven nicht mehr aufholen könnten. Für *Nemurella pictetii* ist das jedoch nicht der ausschlaggebende Grund einer Aufspaltung, da auch Individuen eines Eigeleges unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeiten zeigen (WOLF & ZWICK 1989, eigene Untersuchungen). Vielmehr ist bei *N. pictetii* die Nahrungssituation, verbunden mit der Larvendichte, für die Aufspaltung in mehrere Kohorten von besonderer Bedeutung. Durch intraspezifische Konkurrenzbedingungen kann die Verfügbarkeit hochwertiger Nahrungsressourcen in Form von benthischen Algen auf einen Teil der Population beschränkt bleiben. Der andere Teil muss auf andere Futterquellen, beispielsweise Detritus, ausweichen. Ähnlich argumentiert auch MACAN (1964), der die zwei- und dreijährige Entwicklung von *Pyrrhosoma nymphula* (Odonata) auf unterschiedliche Nahrungsbedingungen und Larvendichten in zwei Mikrohabitaten zurückführt (vgl. auch NORLING 1984a, JOHANSSON & NORLING 1994).

Darüber hinaus können einzelne Umweltfaktoren oder Kombinationen aus mehreren die Aufspaltung der Kohorten weiter vergrößern oder auch erst deutlich sichtbar werden lassen. Diskutiert werden vor allem die Effekte der Photoperiodik.

Für den Wasserläufer *Aquarius remigis* konnte BLANCKENHORN (1991, 1994) nachweisen, dass Individuen bei guten Nahrungssituationen hohe Entwicklungsgeschwindigkeiten zeigen, die – verbunden mit Tageslängen, die „Zeitstress“ ausschließen – zum Einschub einer zweiten Generation führen. Futtermangel dagegen verlangsamt die Entwicklung und führt dazu, dass ein sensibles Larvenstadium einer kritischen Photoperiode ausgesetzt ist. Bei der nahe verwandten Art *Gerris odontogaster* handelt es sich beispielsweise um die letzten beiden Larvenstadien (KÖPFLI et al. 1987), die auf Kurztag bzw. abnehmende Tageslängen reagieren (KÖPFLI et al. 1987, VEPSÄLÄINEN 1978). Als Ergebnis wird eine Diapause im Imaginalstadium induziert.

Für Libellen ist gut untersucht worden, wie eine durch Konkurrenz und Nahrungsbedingungen ausgelöste Aufspaltung einer Population (siehe oben), durch die Photoperiodik verstärkt wird. Tiere, die bei Langtagbedingungen ein bestimmtes Larvenstadium bereits überschritten haben, beschleunigen ihre Entwicklung und können im nächsten Jahr emergieren. Larven jüngeren Stadiums verlangsamen dagegen ihre Entwicklung und benötigen mindestens ein weiteres Jahr bis zur Emergenz. Das „kritische“ Larvenstadium wird durch ein Häufigkeitsminimum in den Benthosproben im Herbst und Winter sichtbar und wird deshalb winterkritische Größe genannt (NORLING 1984b, CORBET 1999). Diese Anpassungen sind nötig, um eine synchronisierte, meist nur wenige Wochen dauernde Emergenz zu ermöglichen. Um diese Synchronisation zu erreichen, können auch zusätzliche Larvenstadien eingeschoben werden (NORLING 1984b, JOHANSSON & NORLING 1994, AOKI 1999). Ähnlich flexible Larvenstadien-Zahlen sind auch innerhalb der Steinfliegen wahrscheinlich (KHOO 1964), genaue Untersuchungen fehlen bisher aber.

Aus all diesen Einflüssen und möglichen Kombinationen resultiert, dass sich im Jahresverlauf eine Population aufspalten kann. Das ermöglicht einem Teil der Population, sich noch im gleichen Jahr ihres Eischlupfes fortzupflanzen. Schnell wachsende Individuen können so weitere Generationen im Jahr bilden.

Nemurella pictetii ist durch eine generalistische Strategie mit hoher Plastizität in der Entwicklungszeit gekennzeichnet. Immer wenn es die äußeren Umstände erfordern, ist sie in der Lage, ihren Lebenszyklus flexibel zu verändern. Sie kann sich schnell auf die variablen Bedingungen ihres Lebensraumes einstellen. Der Mechanismus des partiellen Bivoltinismus, wie er von WOLF & ZWICK (1989) experimentell nachgewiesen und anhand von Benthos- oder Emergenzdaten für verschiedene Fundorte vermutet wurde (WOLF & ZWICK 1989, NESTEROVITCH & ZWICK 2003), ist aus evolutionsbiologischer Sicht vorteilhaft. Eine verkürzte Entwicklungsdauer ist – neben der Größe der geschlechtsreifen Tiere – durch die Reduzierung der kumulativen präproduktiven Sterblichkeit für die Fitness einer Art bedeutsam (ROFF 1992, STEARNS 1992). Sie kann durch den Einschub einer zweiten, möglicherweise auch einer dritten Generation beträchtlich erhöht werden.

Auch populationsbiologisch betrachtet ist diese Strategie nützlich. Durch die unterschiedlichen Lebenszyklen findet eine Risikostreuung statt (DANKS 1983). Während des Sommers kann ein Teil der Population bei gutem Nahrungsangebot die hohen Temperaturen nutzen, noch im gleichen Jahr das Imaginalstadium erreichen und sich fortpflanzen. Der andere Teil der Population verbleibt dagegen im Gewässer und schließt seinen Lebenszyklus erst im nächsten Jahr ab. Sollte es zum Ausfall der „schnellen“ Generationen kommen, zählt sich die Strategie der geteilten Fortpflanzungszeit aus.

Zusammenfassend betrachtet ist die Ausbildung eines bestimmten Lebenszyklus bei *Nemurella pictetii* das Ergebnis des Zusammenspiels vieler Umweltfaktoren. Es konnte festgestellt werden, dass alle getesteten Faktoren einen Effekt auf die Länge der Larvalphase aufweisen. Die Umweltfaktoren können sich dabei gegenseitig abschwächen oder verstärken. Als Beispiel seien hier die Nahrungsressourcen (Futterqualität) oder die intra-spezifische Konkurrenz genannt.

Um genauere Aussagen über den exakten Einfluss der durch diese Untersuchung als besonders wichtig für die Ausbildung unterschiedlicher Lebenszyklen ermittelten Umweltfaktoren, ihre möglichen Wechselbeziehungen untereinander, aber auch über mögliche evolutionäre Strategien machen zu können, bedarf es weiterer Untersuchungen. Mehr Klarheit können in Zukunft nur Experimente erbringen, in denen die Art über die gesamte Larvalphase unter streng standardisierten Laborbedingungen gehältert wird.

VI Synopsis

Wie durch die Vielzahl der Experimente gezeigt werden konnte, wird die Entwicklungsgeschwindigkeit von *Nemurella pictetii*-Larven von den unterschiedlichsten Umweltfaktoren beeinflusst. Es konnte nachgewiesen werden, dass alle untersuchten Faktoren bedeutsam für die Ausbildung der Lebenszyklen sind (Abbildung 33). *N. pictetii* zeichnet sich durch ihre generalistische Lebensweise, verbunden mit einer hohen Plastizität in ihrer Entwicklungsgeschwindigkeit aus.

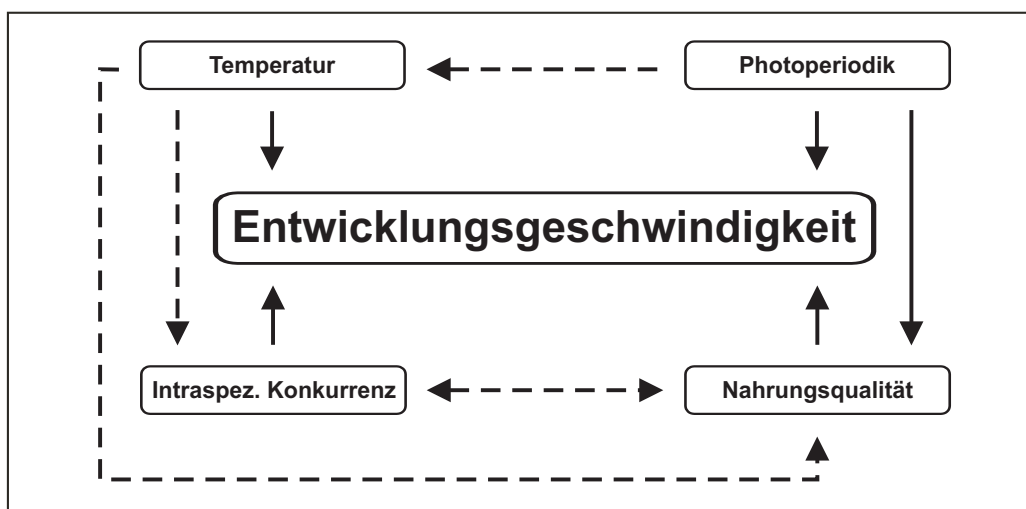


Abbildung 33: Schema der untersuchten Umweltfaktoren und deren Einfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit von *Nemurella pictetii*. Durchgezogene Pfeile geben Beziehungen an, die in dieser Arbeit analysiert wurden, gestrichelte Pfeile beruhen auf Literaturangaben.

Die Temperatur erwies sich für die Entwicklungsgeschwindigkeit als der am stärksten wirkende Umweltfaktor.

N. pictetii bevorzugt hochwertige Nahrung und zeigt mit dieser eine höhere Entwicklungsgeschwindigkeit. Sie hat eindeutige Präferenzen – von Blaualgen dominierten Biofilm über ältere, länger konditionierte Erlenblätter hin zu Erlenblättern, welche noch nicht durch Pilze und Bakterien besiedelt wurden.

Bei hohen Larvendichten wird die Entwicklungsgeschwindigkeit herabgesetzt. Interferenz im Sinne von Konkurrenz um Raum ist dafür ausschlaggebend.

Die Photoperiodik hat einen direkten Einfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit. Dabei ist die Art der larvalen Reaktion von der Temperatur abhängig. *N. pictetii* verkürzt bei geringen Tageslängen (08:16) und sommerlichen Temperaturen (12 °C) ihre Entwicklungszeit. Bei winterlichen Temperaturen (6 °C) und geringen Tageslängen (08:16) verlängern sie diese.

Die Aufspaltung in mehrere Kohorten wird durch intraspezifische Konkurrenz und unterschiedliche Futtersituationen ausgelöst und durch die Photoperiodik verstärkt.

VII Literaturverzeichnis

- ABRAMS, P. A.; LEIMAR, O.; NYLIN, S. & WIKLUND, C. (1996): The effect of flexible growth rates on optimal sizes and development times in a seasonal environment. *The American Naturalist* 147: 381-395.
- ABRAMS, P. A. & ROWE, L. (1996): The effects of predation on the age and size of maturity of prey. *Evolution* 50: 1052-1061.
- AHLGREN, G.; GOEDKOOP, W.; MARKENSTEN, H.; SONESTEN, L. & BOBERG, M. (1997): Seasonal variations in food quality for pelagic and benthic invertebrates in Lake Erken - the role of fatty acids. *Freshwater Biology* 38: 555-570.
- AHLGREN, G.; GUSTAFSSON, I. B. & BOBERG, M. (1992): Fatty acid content and chemical composition of freshwater microalgae. *Journal of Phycology* 28: 37-50.
- AHLGREN, G.; LUNDSTEDT, L.; BRETT, M. & FORSBERG, C. (1990): Lipid composition and food quality of some freshwater phytoplankton for cladoceran zooplankters. *Journal of Plankton Research* 12: 809-818.
- ALBARINO, R. J. & BALSEIRO, E. G. (2001): Food quality, larval consumption, and growth of *Klapopteryx kuscheli* (Plecoptera: Austroperlidae) from a South Andes Stream. *Journal of Freshwater Ecology* 16: 517-526.
- ANDERSON, N. H. & CARGILL, A. S. (1987): Nutritional ecology of aquatic detritivorous insects. In: F. SLANSKY & J. G. RODRIGUEZ (Hrsg.): Nutritional ecology of insects, mites and spiders. Wiley, New York: 903-925.
- ANDERSON, N. H. & CUMMINS, K. W. (1979): Influences of diet on the life histories of aquatic insects. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 36: 335-342.
- ANHOLT, B. R. (1990): An experimental separation of interference and exploitative competition in a larval damselfly. *Ecology* 71: 1483-1493.
- AOKI, T. (1999): Larval development, emergence and seasonal regulation in *Asiagomphus pryeri* (Selys) (Odonata: Gomphidae). *Hydrobiologia* 394: 179-192.
- ARENDT, J. D. (1997): Adaptive intrinsic growth rates: An integration across taxa. *Quarterly Review of Biology* 72: 149-177.
- ARGELL, I. (1964): Physiological and biochemical changes during insect development. In: M. ROCKSTEIN (Hrsg.): The physiology of insecta. Teil 1, Kapitel 4, Academic Press, New York: 91-148.
- ARSUFFI, T. L. & SUBERKROPP, K. (1984): Leaf processing capabilities of aquatic hyphomycetes: Interspecific differences and influence on shredder feeding preferences. *OIKOS* 42: 144-154.
- ARSUFFI, T. L. & SUBERKROPP, K. (1985): Selective feeding by stream caddisfly (Trichoptera) detritivores on leaves with fungal-colonized patches. *OIKOS* 45: 50-58.

- ARSUFFI, T. L. & SUBERKROPP, K. (1986): Growth of two stream caddisflies (Trichoptera) on leaves colonized by different fungal species. *Journal of the North American Benthological Society* 5: 297-305.
- ARSUFFI, T. L. & SUBERKROPP, K. (1989): Selective feeding by shredders on leaf-colonizing stream fungi: Comparison of macroinvertebrate taxa. *Oecologia* 79: 30-37.
- ATKINSON, D. (1994): Temperature and organism size - A biological law for ectotherms? In: M. BEGON & A. H. FITTER (Hrsg.): Band 25. *Advances in Ecological Research*, Academic Press, London: 1-58.
- AURICH, M. (1992): The life-cycle of *Apatania fimbriata* Pictet in the Breitenbach. *Hydrobiologia* 239: 65-78.
- BAGGE, P. & HYNYNEN, J. (1995): Plecopteran communities and annual emergence in five forest streams and two lake outlet streams of central Finland. *Entomologica Fennica* 6: 99-108.
- BAKER, R. L. (1980): Use of space in relation to feeding areas by zygopteran nymphs in captivity. *Canadian Journal of Zoology* 58: 1060-1065.
- BAKER, R. L. & CLIFFORD, H. F. (1981): Life cycles and food of *Coenagrion resolutum* (Coenagrionidae: Odonata) and *Lestes disjunctus disjunctus* (Lestidae: Odonata) populations from the boreal forest of Alberta, Canada. *Aquatic Insects* 3: 179-191.
- BÄRLOCHER, F. (1985): The role of fungi in the nutrition of stream invertebrates. *Botanical Journal of the Limnean Society* 91: 83-94.
- BÄRLOCHER, F. & KENDRICK, B. (1973): Fungi in the diet of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda). *OIKOS* 24: 295-300.
- BÄRLOCHER, F. & KENDRICK, B. (1975a): Assimilation efficiency of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda) feeding on fungal mycelium or autumn-shed leaves. *OIKOS* 26: 55-59.
- BÄRLOCHER, F. & KENDRICK, B. (1975b): Leaf-conditioning by microorganism. *Oecologia* 20: 359-362.
- BECHER, P. & JÜTTNER, F. (2004): Schutz benthischer Cyanobakterien gegen Insektenfraß. Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL) (Hrsg.): Tagungsbericht 2003 (Köln), Berlin: 595-598.
- BECK, S. D. (1980): Insect photoperiodism. Academic Press, New York.
- BECKER, G.; HOLFELD, H.; HASSELROT, A. T.; FIEBIG, D. M. & MENZLER, D. A. (1997): Use of a microscope photometer to analyze in vivo fluorescence intensity of epilithic microalgae grown on artificial substrata. *Applied and Environmental Microbiology* 63: 1318-1325.
- BERRIGAN, D. (1991): The allometry of egg size and number in insects. *OIKOS* 60: 313-321.

- BIERMANN, J. (1990): Abhängigkeit der Selbstreinigung von der Naturnähe der Gewässer. DEUTSCHER VERBAND FÜR WASSERWIRTSCHAFT UND KULTURBAU (Hrsg.): Mitteilungen des Deutschen Verbandes für Wasserwirtschaft und Kulturbau e.V., Band 21, Bonn.
- BIRD, G. A. & KAUSHIK, N. K. (1984): Survival and growth of early-instar nymphs of *Ephemerella subvaria* fed various diets. *Hydrobiologia* 119: 227-233.
- BJARNOV, N. & THORUP, J. (1970): A simple method for rearing running-water insects, with some preliminary results. *Archiv für Hydrobiologie* 67: 201-209.
- BLANCKENHORN, W. U. (1991): Life-history differences adjacent water strider populations: Phenotypic plasticity or heritable responses to stream temperature? *Evolution* 45: 1520-1526.
- BLANCKENHORN, W. U. (1994): Fitness consequences of alternate life histories in water striders, *Aquarius remigis* (Heteroptera: Gerridae). *Oecologia* 97: 354-365.
- BLANCKENHORN, W. U. (1997): Effects of temperature on growth, development and diapause in the yellow dung fly - Against all the rules? *Oecologia* 111: 318-324.
- BLANCKENHORN, W. U. (1998): Adaptive phenotypic plasticity in growth, development, and body size in the yellow dung fly. *Evolution* 52: 1394-1407.
- BLANCKENHORN, W. U. (2000): The evolution of body size: What keeps organisms small? *Quarterly Review of Biology* 75: 385-407.
- BOHLE, H. W. (1978): Beziehungen zwischen dem Nahrungsangebot, der Drift und der räumlichen Verteilung bei Larven von *Baetis rhodani* (Picket) (Ephemeroptera: Baetidae). *Archiv für Hydrobiologie* 84: 500-525.
- BOHLE, H. W. (1995): Spezielle Ökologie, Limnische Systeme. Springer, Berlin.
- BORTZ, J. (1999): Statistik für Sozialwissenschaftler. Springer, Berlin.
- BORTZ, J.; LIENERT, G. A. & BOEHNKE, K. (2000): Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. Springer, Berlin.
- BRADSHAW, W. E. (1969): Major environmental factors inducing the termination of larval diapause in *Chaoborus americanus* Johannsen (Diptera: Culicidae). *Biological Bulletin* 136: 2-8.
- BRADSHAW, W. E. (1970): Interaction of food and photoperiod in the termination of larval diapause in *Chaoborus americanus* (Diptera: Culicidae). *Biological Bulletin* 139: 476-484.
- BREHM, J. (1975): Hydrologische und chemische Übersichtsuntersuchungen an den Fließgewässern des Schlitzerlandes. III. Die Fulda. *Beiträge zur Naturkunde in Osthessen* 9/19: 37-64.

- BREHM, J. & MEIJERING, M. P. D. (1996): Fließgewässerkunde: Einführung in die Ökologie der Quellen, Bäche und Flüsse. 3., überarbeitete Auflage, Quelle & Meyer, Wiesbaden.
- BRETT, M. T. & MÜLLER-NAVARRA, D. C. (1997): The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic food web processes. *Freshwater Biology* 38: 483-499.
- BRINCK, P. (1949): Studies on swedish stoneflies. *Opuscula Entomologica, Supplementband* 11: 1-250.
- BRITTAİN, J. E. (1974): Studies on the lentic Ephemeroptera and Plecoptera of southern Norway. *Norsk entomologisk Tidsskrift* 21: 135-154.
- BRITTAİN, J. E. (1978): Semivoltinism in mountain populations of *Nemurella pictetii* (Plecoptera). *OIKOS* 30: 1-6.
- BROCK, V. (1986): Vergleichende Untersuchungen zur Entwicklung der Steinfliegen (Insecta, Plecoptera). Dissertation, Fachbereich Biologie der Universität Hamburg.
- BROCK, V. & BLUM, R. (1977): Steinfliegen (Plecoptera) in einem Fließgewässer im Harz. *125 Jahre Naturwissenschaftlicher Verein Goslar (Festschrift)*: 37-60.
- BROSIUS, F. (1998): SPSS 8, Professionelle Statistik unter Windows. MITP, Bonn.
- CALDWELL, R. L. & DINGLE, H. (1967): Regulation of cyclic reproductive and feeding activity in milkweed bug *Oncopeltus* by temperature and photoperiod. *Biological Bulletin* 133: 510-515.
- CALLIES, K. (1996): Zur Ernährungsökologie von Zerkleinerern in Fließgewässern, unter besonderer Berücksichtigung von *Gammarus pulex* L. (Amphipoda, Crustacea). Diplomarbeit, Christian-Albrechts-Universität Kiel.
- CHAMIER, A. C. & DIXON, P. A. (1982): Pectinases in leaf degradation by aquatic hyphomycetes I: The field study. The colonization-pattern of aquatic hyphomycetes on leaf packs. *Oecologia* 52: 109-115.
- CHAMIER, A. C.; DIXON, P. A. & ARCHER, S. A. (1984): The spatial distribution of fungi on decomposing alder leaves in a freshwater stream. *Oecologia* 64: 92-103.
- CHIPPINDALE, A. K.; CHU, T. J. F. & ROSE, M. R. (1996): Complex trade-offs and the evolution of starvation resistance in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 50: 753-766.
- COLLING, M. (Bearb.) (1996): Ökologische Typisierung der aquatischen Makrofauna. Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft, Ausgabe 4/96, Bayerisches Landesamt für Wasserwirtschaft, München.
- CORBET, P. S. (1999): Dragonflies: Behaviour and ecology of Odonata. Harley Books, Colchester.
- CORBET, P. S.; HARVEY, I. F.; ABISGOLD, J. & MORRIS, F. (1989): Seasonal regulation in *Pyrphosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). 2. Effect of photoperiod on larval development in spring and summer. *Odonatologica* 18: 333-348.

-
- CORKUM, L. D.; CIBOROWSKI, J. J. H. & POULIN, R. G. (1997): Effects of emergence date and maternal size on egg development and sizes of eggs and first-instar nymphs of a semelparous aquatic insect. *Oecologia* 111: 69-75.
- CORKUM, L. D. & HANES, E. C. (1992): Effects of temperature and photoperiod on larval size and survivorship of a burrowing mayfly (Ephemeroptera, Ephemeridae). *Canadian Journal of Zoology* 70: 256-263.
- COX, E. J. (1990a): Studies on the algae of a small softwater stream I. Occurrence and distribution with particular reference to the diatoms. *Archiv für Hydrobiologie, Supplementband* 83: 525-552.
- COX, E. J. (1990b): Studies on the algae of a small softwater stream II. Algal standing crop (measured by chlorophyll-a) on soft and hard substrata. *Archiv für Hydrobiologie, Supplementband* 83: 553-566.
- CROSS, W. F. & BENKE, A. C. (2002): Intra- and interspecific competition among coexisting lotic snails. *OIKOS* 96: 251-264.
- CUMMINS, K. W. & KLUG, M. J. (1979): Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 147-172.
- DANGLES, O. (2002): Functional plasticity of benthic macroinvertebrates: Implication for trophic dynamics in acid streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 1563-1573.
- DANKS, H. V. (1983): Extreme individuals in natural populations. *Bulletin of the Entomological Society of America* 29: 41-46.
- DANKS, H. V. (1987): Insect dormancy: An ecological perspective. Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods), Ottawa.
- DANKS, H. V. (1991): Life cycle pathways and the analysis of complex life cycles in insects. *Canadian Entomologist* 123: 23-40.
- DANKS, H. V. (1994): Diversity and integration of life-cycle controls in insects. In: H. V. DANKS (Hrsg.): Insect life-cycle polymorphism: Theory, evolution and ecological consequences for seasonality and diapause control. Band 52. *Series Entomologica*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 5-40.
- DAY, R. W. & QUINN, G. P. (1989): Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. *Ecological Monographs* 59: 433-463.
- DE BLOCK, M. & STOKS, R. (2003): Adaptive sex-specific life history plasticity to temperature and photoperiod in a damselfly. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 986-995.
- DE BLOCK, M. & STOKS, R. (2004): Life-history variation in relation to time constraints in a damselfly. *Oecologia* 140: 68-75.
- DE BLOCK, M. & STOKS, R. (2005): Pond drying and hatching date shape the tradeoff between age and size at emergence in a damselfly. *OIKOS* 108: 485-494.

- DENICOLA, D. M. (1996): Periphyton responses to temperature at different ecological levels. In: R. J. STEVENSON, M. L. BOTHWELL & R. L. LOWE (Hrsg.): *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, San Diego: 149-181.
- DENICOLA, D. M.; HOAGLAND, K. D. & ROEMER, S. C. (1992): Influences of canopy cover on spectral irradiance and periphyton assemblages in a prairie stream. *Journal of the North American Benthological Society* 11: 391-404.
- DETTINGER-KLEMM, P.-M. A. (2000): Influence of temperature and photoperiod on development in three species of Chironomidae (Diptera) - *Chironomus dorsalis* Meigen, 1918, *Polypedilum uncinatum* (Goetghebuer, 1921) and *Paralimnophyes hydrophilus* (Goetghebuer, 1921) - Living in temporary pools. In: O. HOFFRICHTER (Hrsg.): *Late 20th Century Research on Chironomidae: An Anthology from the 13th International Symposium on Chironomidae*. Shaker Verlag, Aachen: 295-312.
- DETTINGER-KLEMM, P.-M. A. (2002): Drought-tolerance and the impact of the photoperiod on growth and adult emergence in *Polypedilum tritum* (Walker, 1856) (= *Polypedilum uncinatum* Goetghebuer, 1921 syn. nov.). In: Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL) (Hrsg.): *Tagungsbericht 2001* (Kiel), Tutzing: 681-686.
- DEV - Deutsche Einheitsverfahren zur Wasser-, Abwasser- und Schlamm-Untersuchung (1986): Testverfahren mit Wasserorganismen (Gruppe L), Bestimmung des Chlorophyll-a-Gehaltes von Oberflächenwasser (L 16) DIN 38 412. Wasserchemische Gesellschaft - Fachgruppe in der Gesellschaft Deutscher Chemiker, in Gemeinschaft mit dem Normenausschuß Wasserwesen im DIN e.V. (Hrsg.): Teil 16, Wiley-VCH, Weinheim: 1-8.
- ELLIOTT, J. M. (1977): Some methods for statistical analysis of samples of benthic invertebrates. FRESHWATER BIOLOGICAL ASSOCIATION (Hrsg.), *Scientific Publications*, Band 25, Ambleside.
- ELLIOTT, J. M. (1984): Hatching time and growth of *Nemurella pictetii* (Plecoptera: Nemouridae) in the laboratory and a Lake District stream. *Freshwater Biology* 14: 491-499.
- ELLIOTT, J. M. (1988): Egg hatching and resource partitioning in stoneflies (Plecoptera): Ten British species in the family Nemouridae. *Journal of Animal Ecology* 57: 201-215.
- ENDERS, G. (1994): Eiablage, Embryonal- und frühe Larvalentwicklung von *Apatania fimbriata* und *Drusus annulatus* (Insecta: Trichoptera) aus dem Breitenbach. Diplomarbeit, Universität Würzburg.
- FERRERAS-ROMERO, M.; ATIENZAR, M. D. & CORBET, P. S. (1999): The life cycle of *Onychogomphus uncatus* (Charpentier, 1840) (Odonata: Gomphidae) in the Sierra Morena Mountains (southern Spain): An example of protracted larval development in the Mediterranean basin. *Archiv für Hydrobiologie* 144: 215-228.

-
- FIALKOWSKI, W. (1986): Life cycles and microdistribution of *Nemoura cinerea* (Retz.) and *Nemurella picteti* Klap. (Plecoptera: Nemouridae) from two small lowland streams in Southern Poland. *Acta Hydrobiologica* 28: 199-213.
- FORREST, T. G. (1987): Insect size tactics and developmental strategies. *Oecologia* 73: 178-184.
- FRIBERG, N. & JACOBSEN, D. (1994): Feeding plasticity of two detritivore-shredders. *Freshwater Biology* 32: 133-142.
- FRIBERG, N. & JACOBSEN, D. (1999): Variation in growth of the detritivore-shredder *Sericostoma personatum* (Trichoptera). *Freshwater Biology* 42: 625-635.
- FROST, P. C. & ELSER, J. J. (2002): Growth responses of littoral mayflies to the phosphorus content of their food. *Ecology Letters* 5: 232-240.
- FULLER, R. L. & FRY, T. J. (1991): The influence of temperature and food quality on the growth of *Hydropsyche betteni* (Trichoptera) and *Simulium vittatum* (Diptera). *Journal of Freshwater Ecology* 6: 75-86.
- FULLER, R. L. & MACKAY, R. J. (1981): Effects of food quality on the growth of three *Hydropsyche* species (Trichoptera: Hydropsychidae). *Canadian Journal of Zoology* 59: 1133-1140.
- GALE, W. F. (1975): Ultrasonic removal of epilithic algae in a bar-clamp sampler. *Journal of Phycology* 11: 472-473.
- GERGS, R. (2004): Quantitative Analyse der saisonalen Entwicklung von Weidegängern und Periphyton im Längsverlauf eines Mittelgebirgsbaches. Diplomarbeit, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg.
- GILLOOLY, J. F.; BROWN, J. H.; WEST, G. B.; SAVAGE, V. M. & CHARNOV, E. L. (2001): Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293: 2248-2250.
- GOLLADAY, S. W.; WEBSTER, J. R. & BENFIELD, E. F. (1983): Factors affecting food utilization by leaf shredding aquatic insect: Leaf species and conditioning time. *Holarctic Ecology* 6: 157-162.
- GOTTHARD, K. (1998): Life history plasticity in the satyrine butterfly *Lasiommata petropolitana*: Investigating an adaptive reaction norm. *Journal of Evolutionary Biology* 11: 21-39.
- GOTTHARD, K. (2000): Increased risk of predation as a cost of high growth rate: An experimental test in a butterfly. *Journal of Animal Ecology* 69: 896-902.
- GOTTHARD, K. (2001): Growth strategies of ectothermic animals in temperate environments. In: D. ATKINSON & M. THORNDYKE (Hrsg.): Environment and animal development: Genes, life histories and plasticity. Kapitel 15. *Experimental biology reviews*, Bios Scientific, Oxford: 287-303.

- GOTTHARD, K.; NYLIN, S. & WIKLUND, C. (1994): Adaptive variation in growth rate: Life history costs and consequences in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*. *Oecologia* 99: 281-289.
- GOTTHARD, K.; NYLIN, S. & WIKLUND, C. (1999): Seasonal plasticity in two satyrine butterflies: State-dependent decision making in relation to daylength. *OIKOS* 84: 453-462.
- GOTTHARD, K.; NYLIN, S. & WIKLUND, C. (2000): Individual state controls temperature dependence in a butterfly (*Lasiommata maera*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 267: 589-593.
- GRAÇA, M. A. S.; CRESSA, C.; GESSNER, M. O.; FEIO, M. J.; CALLIES, K. A. & BARRIOS, C. (2001): Food quality, feeding preferences, survival and growth of shredders from temperate and tropical streams. *Freshwater Biology* 46: 947-957.
- GRAÇA, M. A. S.; MALTBY, L. & CALOW, P. (1993): Importance of fungi in the diet of *Gammarus pulex* and *Asellus aquaticus*. 2. Effects on growth, reproduction and physiology. *Oecologia* 96: 304-309.
- GRAF, W.; GRASSER, U. & WEINZIERL, A. (1995): Plecoptera - Teil III D. In: O. MOOG (Hrsg.): Fauna aquatica austriaca, Lieferung Mai/95. Wasserwirtschaftskataster, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Wien.
- GROOM, A. P. & HILDREW, A. G. (1989): Food quality for detritivores in streams of contrasting pH. *Journal of Animal Ecology* 58: 863-881.
- HANSON, B. J.; CUMMINS, K. W.; CARGILL, A. S. & LOWRY, R. R. (1985): Lipid content, fatty acid composition, and the effect of diet on fats of aquatic insects. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 80: 257-276.
- HART, D. D. (1987): Experimental studies of exploitative competition in a grazing stream insect. *Oecologia* 73: 41-47.
- HAWKINS, C. P. (1986): Variation in individual growth rates and population densities of ephemereiid mayflies. *Ecology* 67: 1384-1395.
- HAYASHI, F. (1990): Factors affecting the body size at maturation of aquatic insects. *Japanese Journal of Limnology* 51: 199-215.
- HENDERSON, J.; HILDREW, A. G. & TOWNSEND, C. R. (1990): Detritivorous stoneflies of an iron-rich stream: Food and feeding. In: I. C. CAMPBELL (Hrsg.): Mayflies and Stoneflies. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 249-254.
- HESSISCHES LANDESVERMESSUNGSAMT [Hrsg.] (1998a): MTB 5223, Queck. Topographische Karte 1:25000, Auflage 1998, Wiesbaden.
- HESSISCHES LANDESVERMESSUNGSAMT [Hrsg.] (1998b): MTB 5323, Schlitz. Topographische Karte 1:25000, Auflage 1998, Wiesbaden.

-
- HESSISCHES LANDESVERMESSUNGSAMT [Hrsg.] (1998c): MTB 5525, Gersfeld (Rhön). Topographische Karte 1:25000, Auflage 1998, Wiesbaden.
- HIEBER, M. & GESSNER, M. O. (2002): Contribution of stream detritivores, fungi, and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. *Ecology* 83: 1026-1038.
- HILDREW, A. G. & TOWNSEND, C. R. (1982): Predators and prey in a patchy environment: A freshwater study. *Journal of Animal Ecology* 51: 797-815.
- HILDREW, A. G.; TOWNSEND, C. R. & HENDERSON, J. (1980): Interactions between larval size, microdistribution and substrate in the stoneflies of an iron-rich stream. *OIKOS* 35: 387-396.
- HILL, W. (1996): Effects of Light. In: R. J. STEVENSON, M. L. BOTHWELL & R. L. LOWE (Hrsg.): *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, San Diego: 121-148.
- HILL, W. R.; RYON, M. G. & SCHILLING, E. M. (1995): Light limitation in a stream ecosystem: Responses by primary producers and consumers. *Ecology* 76: 1297-1309.
- HOGUE, J. N. & HAWKINS, C. P. (1991): Morphological variation in adult aquatic insects: Associations with developmental temperature and seasonal growth patterns. *Journal of the North American Benthological Society* 10: 309-321.
- HONEK, A. (1993): Intraspecific variation in body size and fecundity in insects - A general relationship. *OIKOS* 66: 483-492.
- HORST, T. J. & MARZOLF, G. R. (1975): Production ecology of burrowing mayflies in a Kansas reservoir. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 19: 3029-3038.
- HOWELL, D. C. & MCCONAUGHY, S. H. (1982): Nonorthogonal analysis of variance - Putting the question before the answer. *Educational and Psychological Measurement* 42: 9-24.
- HUEY, R. B. & KINGSOLVER, J. G. (1989): Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology & Evolution* 4: 131-135.
- HURLBERT, S. H. (1984): Pseudoreplikation and the design of ecological field experiment. *Ecological Monographs* 54: 187-211.
- ILLIES, J. (1955): Steinfliegen oder Plecoptera. F. DAHL, M. DAHL & H. BISCHOFF (Hrsg.): *Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise*, 43. Teil, Gustav Fischer, Jena.
- ILLIES, J. (1978): Plecoptera. In: J. ILLIES (Hrsg.): *Limnofauna Europaea: Eine Zusammenstellung aller die europäischen Binnengewässer bewohnenden mehrzelligen Tierarten mit Angaben über ihre Verbreitung und Ökologie*. 2., überarbeitete und ergänzte Auflage, Gustav Fischer, Stuttgart/Swets & Zeitlinger B. V., Amsterdam: 264-273.

- INGRAM, B. R. & JENNER, C. E. (1976): Life histories of *Enallagma hageni* (Walsh) and *E. aspersum* (Hagen) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 5: 331-345.
- IVEN, H. (2004): Faunistisch-ökologische Untersuchungen ausgewählter Quellen im ostholsteinischen Hügelland. Diplomarbeit, Christian-Albrechts-Universität Kiel.
- IVERSEN, T. M. (1974): Ingestion and growth of *Sericostoma personatum* (Trichoptera) in relation to the nitrogen content of ingested leaves. *OIKOS* 25: 278-282.
- IVERSEN, T. M. (1976): Life cycle and growth of Trichoptera in a Danish spring. *Archiv für Hydrobiologie* 78: 482-493.
- IVERSEN, T. M. (1978): Life cycle and growth of three species of Plecoptera in a Danish spring. *Entomologiske Meddelelser* 46: 57-62.
- JOHANSSON, F. (2003): Latitudinal shifts in body size of *Enallagma cyathigerum* (Odonata). *Journal of Biogeography* 30: 29-34.
- JOHANSSON, F. & NORLING, U. (1994): A five year study of the larval life history of *Coenagrion hastulatum* (Charpentier) and *C. armatum* (Charpentier) in northern Sweden (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 23: 355-364.
- JOHANSSON, F. & ROWE, L. (1999): Life history and behavioral responses to time constraints in a damselfly. *Ecology* 80: 1242-1252.
- JOHANSSON, F.; STOKS, R.; ROWE, L. & DE BLOCK, M. (2001): Life history plasticity in a damselfly: Effects of combined time and biotic constraints. *Ecology* 82: 1857-1869.
- JONSSON, M. & MALMQVIST, B. (2003): Mechanisms behind positive diversity effects on ecosystem functioning: Testing the facilitation and interference hypotheses. *Oecologia* 134: 554-559.
- KARLSTRÖM, U. (1976): Notes on the life cycle of *Rhyacophila nubila* (Zett.) (Trichoptera) in a north Swedish river. *Entomologisk Tidskrift* 97: 39-42.
- KAUSHIK, N. K. & HYNES, H. B. N. (1971): The fate of the dead leaves that fall into streams. *Archiv für Hydrobiologie* 68: 465-515.
- KESTLER, P. (1985): Respiration and respiratory water loss. In: K. H. HOFFMANN (Hrsg.): Environmental physiology and biochemistry of insects. Kapitel 6, Springer, Heidelberg: 137-183.
- KHOO, S. G. (1964): Studies on the biology of stoneflies. Dissertation, Universität Liverpool.
- KINGSOLVER, J. G. (2001): Mechanisms and patterns of selection on performance curves: Thermal sensitivity of caterpillar growth. In: D. ATKINSON & M. THORNDYKE (Hrsg.): Environment and animal development: Genes, life histories and plasticity. Kapitel 16. *Experimental biology reviews*, Bios Scientific, Oxford: 287-303.
- KLEE, O. (1993): Wasser untersuchen: Einfache Analysemethoden und Beurteilungskriterien. 2., überarbeitete Auflage, Quelle & Meyer, Heidelberg.

-
- KOCH, K. D. (1990): Ernährungsökologische Untersuchungen an *Gammarus pulex* (L.) und *Gammarus fossarum* KOCH, 1835 (Crustacea, Amphipoda) in einem Wiesenbach und einem Waldbach. *Beiträge zur Naturkunde in Osthessen* 26: 3-126.
- KOHLER, S. L. & MCPEEK, M. A. (1989): Predation risk and the foraging behavior of competing stream insects. *Ecology* 70: 1811-1825.
- KÖHLER, W.; SCHACHTEL, G. & VOLESKE, P. (1996): Biostatistik: Einführung in die Biometrie für Biologen und Agrarwissenschaftler. 2. Auflage, Springer, Berlin.
- KÖPFLI, R.; HAUSER, R. & ZIMMERMANN, M. (1987): Diapausedetermination bei Wasserläufern (Hemiptera, Gerridae). *Revue suisse de Zoologie* 94: 533-543.
- KREBS, C. J. (2001): Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. 5 Auflage, Benjamin Cummings, San Francisco.
- KRISHNARAJ, R. & PRITCHARD, G. (1995): The influence of larval size, temperature, and components of the functional response to prey density, on growth rates of the dragonflies *Lestes disjunctus* and *Coenagrion resolutum* (Insecta: Odonata). *Canadian Journal of Zoology* 73: 1672-1680.
- KRNO, I. (1998): Influence of abiotic and biotic factors on the life cycles and production of stoneflies (Plecoptera) in an acidified spring area. *Biologia* 53: 195-204.
- KUHARA, N.; NAKANO, S. & MIYASAKA, H. (2000): Flow rate mediates the competitive influence of a grazing caddisfly on mayflies. *Ecological Research* 15: 145-152.
- LAMBERTI, G. A.; FEMINELLA, J. W. & RESH, V. H. (1987): Herbivory and intraspecific competition in a stream caddisfly population. *Oecologia* 73: 75-81.
- LAMBERTI, G. A. & RESH, V. H. (1985): Comparability of introduced tiles and natural substrates for sampling lotic bacteria, algae and macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 15: 21-30.
- LAMPERT, W. & SOMMER, U. (1999): Limnoökologie. 2. neu bearbeitete Auflage, Georg Thieme, Stuttgart.
- LANCASTER, J.; HILDREW, A. G. & TOWNSEND, C. R. (1991): Invertebrate predation on patchy and mobile prey in streams. *Journal of Animal Ecology* 60: 625-641.
- LARSON, B. R.; VADAS, R. L. & KESER, M. (1980): Feeding and nutritional ecology of the sea urchin *Strongylocentrotus drobachiensis* in Maine, USA. *Marine Biology* 59: 49-62.
- LAVANDIER, P. & DUMAS, J. (1971): Cycles de développement de quelques invertébrés benthiques dans de Ruisseaux des Pyrénées Centrales. *Annales de Limnologie* 7: 157-172.

- LAWSON, D. L.; KLUG, M. J. & MERRITT, R. W. (1984): The influence of the physical, chemical and microbiological characteristics of decomposing leaves on the growth of the detritivore *Tipula abdominalis* (Diptera: Tipulidae). *Canadian Journal of Zoology* 62: 2339-2343.
- LEDGER, M. E. & HILDREW, A. G. (2000a): Herbivory in an acid stream. *Freshwater Biology* 43: 545-556.
- LEDGER, M. E. & HILDREW, A. G. (2000b): Resource depression by a trophic generalist in an acid stream. *OIKOS* 90: 271-278.
- LEDGER, M. E. & HILDREW, A. G. (2001): Growth of an acid-tolerant stonefly on epilithic biofilms from streams of contrasting pH. *Freshwater Biology* 46: 1457-1470.
- LILLEHAMMER, A. (1975): Norwegian stoneflies. III. Field studies on ecological factors influencing distribution. *Norwegian Journal of Entomology* 22: 71-80.
- LILLEHAMMER, A. (1979): Stonefly populations at high altitudes in Norway. *Gewässer und Abwässer* 64: 48-49.
- LILLEHAMMER, A. (1986): The effect of temperature on the egg incubation period and nymphal growth of two *Nemoura* species (Plecoptera) from subarctic Fennoscandia. *Aquatic Insects* 8: 223-237.
- LILLEHAMMER, A. (1988): Stoneflies (Plecoptera) of Fennoscandia and Denmark. L. LYNEBORG (Hrsg.), Fauna Entomologica Scandinavica, Band 21, E. J. Brill/Scandinavian Science Press Ltd., Leiden.
- LINDEGAARD, C. & THORUP, J. (1975): The invertebrate fauna of the moss carpet in the Danish spring Ravnkilde and its seasonal, vertical, and horizontal distribution. *Archiv für Hydrobiologie* 75: 109-139.
- LIPTON, G. R. & SUTHERLAND, D. J. (1970): Feeding rhythms in american cockroach, *Periplaneta americana*. *Journal of Insect Physiology* 16: 1757-1767.
- LOCK, M. A. (1993): Attached microbial communities in rivers. In: T. E. FORD (Hrsg.): Aquatic Microbiology: An ecological approach. Blackwell Scientific Publications, Boston.
- LONSDALE, D. J. & LEVINTON, J. S. (1985): Latitudinal differentiation in copepod growth: An adaptation to temperature. *Ecology* 66: 1397-1407.
- LOTZ, G. (1987): Die Nahrungsverwertung bei der Steinfliege *Nemurella pictetii*. Staats-examensarbeit, Johannes Gutenberg-Universität Mainz.
- LUTZ, P. E. (1968): Effects of temperature and photoperiod on larval development in *Lestes eurinus* (Odonata: Lestidae). *Ecology* 49: 637-644.
- LUTZ, P. E. (1974): Environmental factors controlling duration of larval instars in *Tetragoneuria cynosura* (Odonata). *Ecology* 55: 630-637.

-
- MACAN, T. T. (1964): The Odonata of a moorland fishpond. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 49: 325-360.
- MARKER, A. F. H.; NUSCH, E. A.; RAI, H. & RIEMANN, B. (1980): The measurement of photosynthetic pigments in freshwater and standardization of methods: Conclusions and recommendations. *Archiv für Hydrobiologie, Beiheft - Ergebnisse der Limnologie* 14: 91-106.
- MARTEN, M. (1987): Labor- und Freilanduntersuchungen zur Autökologie von *Protonemura*-Arten (Plecoptera: Insecta) unter besonderer Berücksichtigung des Einflusses der Temperatur auf die Embryonal- und Larvalentwicklung. Dissertation, Fachbereich Biologie und Chemie der Universität Kassel.
- MARTEN, M. & ZWICK, P. (1989): The temperature dependence of embryonic and larval development in *Protonemura intricata* (Plecoptera: Nemouridae). *Freshwater Biology* 22: 1-14.
- MARTIN, T. H.; JOHNSON, D. M. & MOORE, R. D. (1991): Fish-mediated alternative life-history strategies in the dragonfly *Epiptera cynosura*. *Journal of the North American Benthological Society* 10: 271-279.
- MARXSEN, J. (1980): Untersuchungen zur Ökologie der Bakterien in der fließenden Welle von Bächen. I. Chemismus, Primärproduktion, CO₂-Dunkelfixierung und Eintrag von partikulärem organischen Material. *Archiv für Hydrobiologie, Supplementband* 57: 461-533.
- MARXSEN, J.; SCHMIDT, H.-H. & FIEBIG, D. M. (1997): Organic matter dynamics in the Breitenbach, Germany. *Journal of the North American Benthological Society* 16: 28-32.
- MARZUSCH, K. (1952): Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen bei Insekten unter besonderer Berücksichtigung winterschlafender Kartoffelkäfer. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 34: 75-92.
- MATTHIAS, U. (1983): Der Einfluß der Versauerung auf die Zusammensetzung von Bergbachbiozöten. *Archiv für Hydrobiologie, Supplementband* 65: 407-483.
- MATTHIAS, U. & MEINEL, W. (1982): Zur anthropogenen Gewässerversauerung im Kaufunger Wald. *Philippia* 5: 76-86.
- MAYER, M. S. & LIKENS, G. E. (1987): The importance of algae in a shaded headwater stream as food for an abundant caddisfly (Trichoptera). *Journal of the North American Benthological Society* 6: 262-269.
- MCDIFFETT, W. F. (1970): The transformation of energy by a stream detritivore, *Pteronarcys scotti* (Plecoptera). *Ecology* 51: 975-988.
- MCGILL, R.; TUKEY, J. W. & LARSEN, W. A. (1978): Variations of box plots. *American Statistician* 32: 12-16.
- MEIER, G. M.; MEYER, E. I. & MEYNS, S. (2000): Lipid content of stream macroinvertebrates. *Archiv für Hydrobiologie* 147: 447-463.

- MIHUC, T. B. & MIHUC, J. R. (1995): Trophic ecology of five shredders in a Rocky Mountain stream. *Journal of Freshwater Ecology* 10: 209-216.
- MIHUC, T. B. & MINSHALL, G. W. (1995): Trophic generalists vs. trophic specialists: Implications for food web dynamics in post-fire streams. *Ecology* 76: 2361-2372.
- MILLS, D. H. & WYATT, J. T. (1974): Ostracod reactions to non-toxic and toxic algae. *Oecologia* 17: 171-177.
- MONTGOMERY, B. E. & MACKLIN, J. M. (1962): Rates of development of the later instars of *Neotetrum pulchellum* (Drury) (Odonata, Libellulidae). *Proceedings North Central Branch, Entomological Society of America* 17: 21-23.
- MONTGOMERY, B. E. & MACKLIN, J. M. (1966): Photoperiodic studies on the Odonata. *Proceedings North Central Branch, Entomological Society of America* 21: 30-31.
- MOREIRA, G. R. P. & PECKARSKY, B. L. (1993): Multiple developmental pathways of *Agnetina capitata* (Plecoptera: Perlidae) in a temperate forest stream. *Journal of the North American Benthological Society* 13: 19-29.
- MÜLLER, H. J. (1992): Dormanz bei Arthropoden. Gustav Fischer, Jena.
- NAGARKAR, S.; WILLIAMS, G. A.; SUBRAMANIAN, G. & SAHA, S. K. (2004): Cyanobacteria-dominated biofilms: a high quality food resource for intertidal grazers. *Hydrobiologia* 512: 89-95.
- NAIMAN, R. J. (1983): The annual pattern and spatial distribution of aquatic oxygen metabolism in boreal forest watersheds. *Ecological Monographs* 53: 73-94.
- NENTING, W.; BACHER, S.; BEIERKUHNLEIN, C.; BRANDL, R. & GRABHERR, G. (2004): Ökologie. 1. Auflage, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- NESTEROVITCH, A. & ZWICK, P. (2003): The development of *Nemurella pictetii* Klapálek (Plecoptera: Nemouridae) in two springstreams in central Europe. *Limnologica* 33: 231-243.
- NEUMANN, P. (1989): Biozönotische Untersuchungen am Breitenbach (Hessen), unter besonderer Berücksichtigung der Eibiologie bei der Gattung *Brachyptera* (Plecoptera, Insecta). Diplomarbeit, Universität Kiel.
- NEUMANN, P. (1995): Untersuchungen zur Nahrungsqualität von benthischem feinputikulärem Detritus für Feinputikelsammler, unter dem Aspekt seiner biochemischen Zusammensetzung im Breitenbach. Dissertation, Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg.
- NORLING, U. (1984a): The life cycle and larval photoperiodic responses of *Coenagrion hastulatum* (Carpentier) in two climatically different areas (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 13: 429-449.
- NORLING, U. (1984b): Life history patterns in the northern expansion of dragonflies. *Advances of Odonatology* 2: 127-156.

-
- NORLING, U. (1984c): Photoperiodic control of larval development in *Leucorrhinia dubia* (Van der Linden): A comparison between populations from northern and southern Sweden (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 13: 529-550.
- NUSCH, E. A. (1980): Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigment determination. *Archiv für Hydrobiologie, Beiheft - Ergebnisse der Limnologie* 14: 14-36.
- NYLIN, S. & GOTTHARD, K. (1998): Plasticity in life history traits. *Annual Review of Entomology* 43: 63-83.
- NYLIN, S.; GOTTHARD, K. & WIKLUND, C. (1996): Reaction norms for age and size at maturity in *Lasiommata* butterflies: Predictions and tests. *Evolution* 50: 1351-1358.
- NYLIN, S.; WICKMAN, P. O. & WIKLUND, C. (1989): Seasonal plasticity in growth and development of the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* (Satyrinae). *Biological Journal of the Linnean Society* 38: 155-171.
- NYLIN, S.; WICKMAN, P. O. & WIKLUND, C. (1995): Life-cycle regulation and life history plasticity in the speckled wood butterfly: Are reaction norms predictable. *Biological Journal of the Linnean Society* 55: 143-157.
- PARR, M. J. (1970): The life histories of *Ischnura elegans* (van der Linden) and *Coenagrion puella* (L.) Odonata in south Lancashire. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London, Series A-General Entomology* 45: 172-181.
- PECKARSKY, B. L. (1991): Mechanisms of intra- and interspecific interference between larval stoneflies. *Oecologia* 85: 521-529.
- PECKARSKY, B. L. & COWAN, C. A. (1991): Consequences of larval intraspecific competition to stonefly growth and fecundity. *Oecologia* 88: 277-288.
- PETERSEN, I.; WINTERBOTTOM, J. H.; ORTON, S.; FRIBERG, N.; HILDREW, A. G.; SPIERS, D. C. & GURNEY, W. S. C. (1999): Emergence and lateral dispersal of adult Plecoptera and Trichoptera from Broadstone Stream, U.K. *Freshwater Biology* 42: 401-416.
- PETERSON, C. H. & RENAUD, P. E. (1989): Analysis of feeding preference experiments. *Oecologia* 80: 82-86.
- PHILLIPS, N. W. (1984): Role of different microbes and substrates as potential suppliers of specific, essential nutrients to marine detritivores. *Bulletin of Marine Science* 35: 283-298.
- PICKUP, J. & THOMPSON, D. J. (1984): The effects of prey density and temperature on development of larvae of the damselfly *Lestes sponsa* (Hans.) (Zygoptera: Lestidae). *Advances of Odonatology* 2: 169-176.
- PRITCHARD, G. (1976): Growth and development of larvae and adults of *Tipula sacra* Alexander (Insecta: Diptera) in a series of abandoned beaver ponds. *Canadian Journal of Zoology* 54: 266-284.

- PRITCHARD, G. (1980): Life budgets for a population of *Tipula sacra* (Diptera, Tipulidae). *Ecological Entomology* 5: 165-173.
- PRITCHARD, G. (1989): The roles of temperature and diapause in the life history of a temperate-zone dragonfly: *Argia vivida* (Odonata: Coenagrionidae). *Ecological Entomology* 14: 99-108.
- PROCTER, D. L. (1973): The effect of temperature and photoperiod on larval development in Odonata. *Canadian Journal of Zoology* 51: 1165-1170.
- RATTE, H. T. (1985): Temperature and insect development. In: K. H. HOFFMANN (Hrsg.): Environmental physiology and biochemistry of insects. Kapitel 2, Springer, Heidelberg: 33-66.
- REIDELBACH, J. (1994): Untersuchungen zur Populationsdynamik der Kriebelmücken (Diptera, Simuliidae) des Breitenbaches. Dissertation, Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg.
- RINGE, F. (1974): Chironomiden-Emergenz in Breitenbach und Rohrwiesenbach. *Archiv für Hydrobiologie, Supplementband* 45: 212-304.
- ROA, R. (1992): Design and analysis of multiple-choice feeding-preference experiments. *Oecologia* 89: 509-515.
- ROFF, D. (1980): Optimizing development time in a seasonal environment: The "ups and downs" of clinal variation. *Oecologia* 45: 202-208.
- ROFF, D. (1983): Phenological adaptation in a seasonal environment: A theoretical perspective. In: V. K. BROWN & I. HODEK (Hrsg.): Diapause and life-cycle strategies in insects. Kapitel 3 Band 23, Auflage. *Series Entomologica*, Dr W. Junk publishers, The Hague: 253-270.
- ROFF, D. A. (1992): The evolution of life histories: Theory and analysis. Chapman & Hall, New York.
- ROLFF, J.; VAN DE MEUTTER, F. & STOKS, R. (2004): Time constraints decouple age and size at maturity and physiological traits. *The American Naturalist* 164: 559-565.
- RONG, Q.; SRIDHAR, K. R. & BÄRLOCHER, F. (1995): Food selection in three leaf-shredding stream invertebrates. *Hydrobiologia* 316: 173-181.
- ROSENBERG, D. M.; WIENS, A. P. & SAETHER, O. A. (1977): Life histories of *Cricotopus* (*Cricotopus*) *bicinctus* and *C. (C.) mackenziensis* (Diptera: Chironomidae) in the Fort Simpson Area, Northwest Territories. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34: 247-253.
- ROSILLON, D. (1988): Food preference and relative influence of temperature and food quality on life history characteristics of a grazing mayfly, *Ephemerella ignita* (Poda). *Canadian Journal of Zoology* 66: 1474-1481.

-
- ROSSI, L. (1985): Interactions between invertebrates and microfungi in freshwater ecosystems. *OIKOS* 44: 175-184.
- ROWE, L. & LUDWIG, D. (1991): Size and timing of metamorphosis in complex life-cycles - Time constraints and variation. *Ecology* 72: 413-427.
- RUPPRECHT, R. & FRISCH, S. (1991): The sensitivity of *Nemurella pictetii* (Insecta: Plecoptera) to acidity. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie* 24: 2892-2894.
- SALAS, M. & DUDGEON, D. (2001): Laboratory and field studies of mayfly growth in tropical Asia. *Archiv für Hydrobiologie* 153: 75-90.
- SANDROCK, F. (1978): Vergleichende Emergenzuntersuchungen an zwei Bächen des Schlitzerlandes (Breitenbach und Rohrwiesenbach 1970 - 1971). *Archiv für Hydrobiologie, Supplementband* 54: 328-408.
- SAUNDERS, D. S. (2002): Insect clocks. 3. Auflage, Elsevier Health Sciences, Amsterdam.
- SCHAEFER, M. & TISCHLER, W. (1983): Ökologie. Wörterbücher der Biologie, 2., überarbeitete u. erweiterte Auflage, Gustav Fischer, Stuttgart.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1999): Physiologie der Tiere. 1. Auflage, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- SCHMIDT, H. H. (1984): Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung von *Baetis vernus* Curtis. *Archiv für Hydrobiologie, Supplementband* 69: 364-410.
- SCHNEIDER, P.; TAKKEN, W. & MCCALL, P. J. (2000): Interspecific competition between sibling species larvae of *Anopheles arabiensis* and *An. gambiae*. *Medical and Veterinary Entomology* 14: 165-170.
- SCHOENER, T. W. (1983): Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist* 122: 240-285.
- SCHÖNBORN, W. (1992): Lehrbuch der Limnologie. Gustav Fischer, Jena.
- SCHULTHEIS, A. S.; HENDRICKS, A. C. & WEIGT, L. A. (2002): Genetic evidence for 'leaky' cohorts in the semivoltine stonefly *Peltoperla tarteri* (Plecoptera: Peltoperlidae). *Freshwater Biology* 47: 367-376.
- SHEPARD, L. J. & LUTZ, P. E. (1976): Larval responses of *Plathemis lydia* Drury to experimental photoperiods and temperatures (Odonata: Anisoptera). *The American Midland Naturalist* 95: 120-130.
- SIBLY, R. M. & ATKINSON, D. (1994): How rearing temperature affects optimal adult size in ectotherms. *Functional Ecology* 8: 486-493.
- SJÖSTRÖM, P. (1985): Territoriality in nymphs of *Dinocras cephalotes* (Plecoptera). *Oikos* 45: 353-357.

- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. (1995): Biometry: The principles and practice of statistics in biological research. 3. Auflage, W. H. Freeman and Company, New York.
- SOLUK, D. A. & COLLINS, N. C. (1988): A mechanism for interference between stream predators: Responses of the stonefly *Agneta capitata* to the presence of sculpins. *Oecologia* 76: 630-632.
- STEARNS, S. C. (1992): The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford.
- STEINER, K. (1987): Ernährungsbiologische Untersuchung an Plekopterenlarven unter besonderer Berücksichtigung von *Leuctra albida* (Leuctridae) und *Protonemura nitida* (Nemourida). *Jahresberichte der Biologischen Station Lunz* 10: 101-110.
- STEINER, K. (1988): Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen der Mundwerkzeuge von *Protonemura* und *Leuctra* (Plecoptera). *Jahresberichte der Biologischen Station Lunz* 11: 91-105.
- STEINER, K. (1991): Food preferences in larvae of *Protonemura nitida* (Plec.). *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie* 24: 1948-1952.
- STERNER, R. W. & SCHULTZ, K. L. (1998): Zooplankton nutrition: Recent progress and a reality check. *Aquatic Ecology* 32: 261-279.
- SUBERKROPP, K., ARSUFFI, T. L. & ANDERSON, J. P. (1983): Comparison of the degradative ability, enzymatic activity, and palatability of aquatic hyphomycetes grown on leaf litter. *Applied and Environmental Microbiology* 46: 237-244.
- SVENSSON, B. (1977): Life cycle, energy fluctuations and sexual differentiation in *Ephemera danica* (Ephemeroptera), a stream-living mayfly. *OIKOS* 29: 78-86.
- SWEENEY, B. W. (1984): Factors influencing life-history patterns of aquatic insects. In: V. H. RESH & D. M. ROSENBERG (Hrsg.): The ecology of aquatic insects. Kapitel 4, Praeger Publishers, New York: 56-100.
- SWEENEY, B. W. & VANNOTE, R. L. (1978): Size variation and the distribution of hemimetabolous aquatic insects: Two thermal equilibrium hypotheses. *Science, New Series* 200: 444-446.
- SWEENEY, B. W. & VANNOTE, R. L. (1984): Influence of food quality and temperature on life history characteristics of the parthenogenetic mayfly, *Cloeon triangulifer*. *Freshwater Biology* 14: 621-630.
- SWEENEY, B. W. & VANNOTE, R. L. (1986): Growth and production of a stream stonefly: Influences of diet and temperature. *Ecology* 67: 1396-1410.
- SWEENEY, B. W., VANNOTE, R. L. & DODDS, P. J. (1986a): Effect of temperature and food quality on growth and development of a mayfly, *Leptophlebia intermedia*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 43: 12-18.

-
- SWEENEY, B. W.; VANNOTE, R. L. & DODDS, P. J. (1986b): The relative importance of temperature and diet to larval development and adult size of the winter stonefly *Soyedina carolinensis* (Plecoptera: Nemouridae). *Freshwater Biology* 16: 39-48.
- TAUBER, C. A. & TAUBER, M. J. (1981): Insect seasonal cycles - Genetics and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 281-308.
- TAUBER, C. A. & TAUBER, M. J. (1986): Ecophysiological responses in life-history evolution: Evidence for their importance in a geographically widespread insect species complex. *Canadian Journal of Zoology* 64: 875-884
- TAUBER, M. J.; TAUBER, C. A. & MASAKI, S. (1986): Seasonal Adaptations of Insects. Oxford University Press, Oxford.
- THORUP, J. (1963): Growth and life-cycle of invertebrates from danish springs. *Hydrobiologia* 22: 55-84.
- TOWNSEND, G. D.; HARPER, J. L. & BEGON, M. E. (2003): Ökologie. Springer, Berlin.
- TOWNSEND, G. D. & PRITCHARD, G. (1998): Larval growth and development of the stonefly *Pteronarcys californica* (Insecta: Plecoptera) in the Crowsnest River, Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 76: 2274-2280.
- TUCHMAN, N. C.; WAHTERA, K. A.; WETZEL, R. G.; RUSSO, N. M.; KILBANE, G. M.; SASSO, L. M. & TEERI, J. A. (2003): Nutritional quality of leaf detritus altered by elevated atmospheric CO₂: Effects on development of mosquito larvae. *Freshwater Biology* 48: 1432-1439.
- VADAS, R. L. (1977): Preferential feeding: An optimization strategy in sea urchins. *Ecological Monographs* 47: 337-371.
- VEPSÄLÄINEN, K. (1978): Wing dimorphism and diapause in *Gerris*: Determination and adaptive significance. In: H. DINGLE (Hrsg.): Evolution of insect migration and diapause. Kapitel 3 - Migration, diapause, and life histories, Springer, New York: 218-253.
- VOUGHT, L. B. M.; KULLBERG, A. & PETERSEN, R. C. (1998): Effect of riparian structure, temperature and channel morphometry on detritus processing in channelized and natural woodland streams in southern Sweden. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* 8: 273-285.
- WAGNER, R. (1990a): Influence of temperature, photoperiod and nutrition on growth and consumption of *Chaetopteryx villosa* (Trichoptera). *Holarctic Ecology* 13: 247-254.
- WAGNER, R. (1990b): A laboratory study on the life cycle of *Sericostoma personatum* (Kirby & Spence), and light dark-dependent food consumption. *Hydrobiologia* 208: 201-212.
- WARD, G. M. & CUMMINS, K. W. (1979): Effects of food quality on growth of a stream detritivore, *Paratendipes albimanus* (Meigen) (Diptera: Chironomidae). *Ecology* 60: 57-64.

- WERNEKE, U. (1997): Freilanduntersuchungen zum Einfluß von Nahrungsangebot und Temperatur auf das Wachstum von *Baetis*- und *Ephemerella*-Arten (Insecta: Ephemeroptera). Dissertation, Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg.
- WERNER, E. E. & ANHOLT, B. R. (1993): Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality-rates mediated by foraging activity. *The American Naturalist* 142: 242-272.
- WETZEL, R. G. (2001): Limnology: Lake and river ecosystems. 3. Auflage, Academic Press, San Diego.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1961): The principles of insect physiology. Nachdruck der 5. Auflage, Methuen & Co Ltd., London/E. P. Dutton & Co. Inc., New York.
- WINNE, D. (1968): Zur Planung von Versuchen: Das Randomisieren. *Arzneimittel-Forschung* 18: 249-253.
- WINTERBOTTOM, J. H.; ORTON, S. E. & HILDREW, A. G. (1997): Field experiments on the mobility of benthic invertebrates in a southern English stream. *Freshwater Biology* 38: 37-47.
- WINTERBOURN, M. J.; HILDREW, A. G. & ORTON, S. (1992): Nutrients, algae and grazers in some British streams of contrasting pH. *Freshwater Biology* 28: 173-182.
- WOLF, B. (1986): Der Lebenszyklus von *Nemurella pictetii* unter besonderer Berücksichtigung ihres Polyvoltinismus. Diplomarbeit, Justus-Liebig-Universität Giessen.
- WOLF, B. & ZWICK, P. (1989): Plurimodal emergence and plurivoltinism of Central European populations of *Nemurella pictetii* (Plecoptera: Nemouridae). *Oecologia* 79: 431-438.
- WOODWARD, G. & HILDREW, A. G. (2002): The impact of a sit-and-wait predator: Separating consumption and prey emigration. *OIKOS* 99: 409-418.
- YOSHIMURA, M. (2003): Relations of intraspecific variations in fecundity, clutch size, and oviposition frequency to the body size in three species of stoneflies, *Sweltsa* sp., *Isoperla aizuana*, and *Stavsolus japonicus*. *Limnology* 4: 109-112.
- ZISSLER, D. (2003): Entwicklung. In: K. DETTNER & W. PETERS (Hrsg.): Lehrbuch der Entomologie. Kapitel 13.2, 2. Auflage, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg: 395-420.
- ZWICK, P. (1967): Beitrag zur Kenntnis der Plekopterenfauna des Harzes. *Mitteilungen der Deutschen Entomologischen Gesellschaft* 26: 59-61.
- ZWICK, P. (1977): Plekopteren-Emergenz zweier Lunzer Bäche, 1972-1974. *Archiv für Hydrobiologie* 80: 458-505.
- ZWICK, P. (1980): 7. Plecoptera (Steinfliegen). J.-G. HELMCKE, D. STARCK & H. WERMUTH (Hrsg.): Handbuch der Zoologie, Band 4: Arthropoda - 2. Hälfte: Insecta, 2. Teil: Spezielles, Walter de Gruyter, Berlin.

- ZWICK, P. (1982): *Dictyogenus alpinum* (Plecoptera) im Schreierbach, einem spezialisierten Biotop im Sinne Thienemanns. *Archiv für Hydrobiologie* 95: 533-548.
- ZWICK, P. (1991): Biometric studies of the growth and development of two species of *Leuctra* and of *Nemurella pictetii* (Plecoptera: Leuctridae and Nemouridae). In: J. ALBA-TERCEDOR & A. SANCHEZ-ORTEGA (Hrsg.): Overview and Strategies of Ephemeroptera and Plecoptera. Sandhill Crane Press, Gainesville: 515-526.
- ZWICK, P. & HOHMANN, M. (2003): Direct development, no diapause, in *Taeniopteryx nebulosa* (Plecoptera, Taeniopterygidae). *Lauterbornia* 47.
- ZWICK, P. & TESLENKO, V. A. (2002): Development and life history of far eastern Russian *Pteronarcys* spp. (Plecoptera, Pteronarcyidae). *Archiv für Hydrobiologie* 153: 503-528.

VIII Abkürzungsverzeichnis und Boxplot-Legende

A	Fläche
Btb	Fundort Breitenbach (siehe S. 20)
CHL_A	Chlorophyll a
CPOM	Grobpertikuläres organisches Material
d	Tage
df	Freiheitsgrad (degree of freedom)
F	F-Wert (Maßzahl der Varianzanalyse)
Fd	Fundort Fulda (siehe S. 20)
H	KRUSKAL-WALLIS-H (Maßzahl des H-Tests)
HV	Häutungsverhältnis (siehe S. 23)
KKB	Kopfkapselbreite (siehe S. 24)
La	in Verbindung mit einer Zahl zur Charakterisierung des Larvenstadiums (siehe S. 23)
LSE	Larvenstadium am Versuchsende
Max	Maximum
Min	Minimum
MQ	Mittel der Quadrate (mean squares)
n	Stichprobenumfang pro Treatment
N	Gesamt-Stichprobenumfang
NN	Normal Null (im Zusammenhang mit Höhenangaben)
n.s.	nicht signifikante Differenz
p	Signifikanzwert
PHAEO	Phaeopigmentgehalt [$\mu\text{g/l}$]
PP	Polypropylen (Material der Versuchseinheiten)
PVC	Polyvinylchlorid (Material der Versuchseinheiten)
QS	Quadratsumme, Summe der Abweichungsquadrate (sum of squares)
s	Standardabweichung (standard deviation)
Sa	Fundort Sambach (siehe S. 20)
Start	Startstichprobe; gibt die Merkmale einer Gruppe von Tieren zu Versuchsbeginn an
t	Prüfmaß des t-Tests
TG	Trockengewicht
U	MANN-WHITNEY-U (Maßzahl des U-Tests)
ÜLR	Überlebensrate (siehe S. 27)
Upm	Umdrehungen per Minute
VE	Versuchseinheit
W	WILCOXON-W (Maßzahl des U-Tests)
\bar{x}	arithmetisches Mittel
♀	weiblich
♂	männlich
*	signifikante Differenz ($p \leq 0.05$)
**	sehr signifikante Differenz ($p \leq 0.01$)
***	höchst signifikante Differenz ($p \leq 0.001$)

Boxplot-Abbildungen

Extremwert	Wert, dessen Abstand vom 25 % Perzentil nach unten bzw. vom 75 % Perzentil nach oben mehr als das dreifache der Boxhöhe beträgt
Ausreißer	Wert, dessen Abstand vom 25 % Perzentil nach unten bzw. vom 75 % Perzentil nach oben mehr als das 1.5-fache aber weniger als das dreifache der Boxhöhe beträgt
Minimum, Maximum	kleinster bzw. größter Wert (exklusive Extremwerte und Ausreißer)
Box	25 % bis 75 % Perzentil (entspricht 50 % der mittleren Werte)

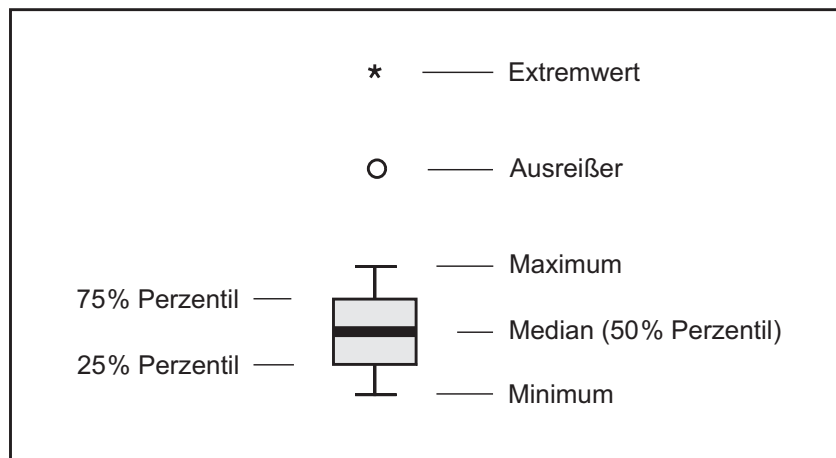


Abbildung 34: Bedeutung der Symbole in den Boxplot-Abbildungen.

IX Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Emergenzverlauf von <i>Nemurella pictetii</i> am Teichbach und an einem Breitenbach-Zufluss.	5
Abbildung 2: Kopfkapselbreiten von Larven der letzten zwei Larvenstadien, getrennt nach dem Geschlecht.	6
Abbildung 3: Anzahl der Larven an der Entnahmestelle Breitenbach pro Quadratmeter Bodengrund.	7
Abbildung 4: Anzahl der Larven pro Quadratmeter Bodengrund (aufgetrennt nach Kopfkapselbreite-Größenklassen) in den verschiedenen Habitaten.	8
Abbildung 5: Anzahl der Larven pro Quadratmeter an der Entnahmestelle Breitenbach unter Berücksichtigung der durch die Makrophyten zur Verfügung stehenden Oberfläche.	9
Abbildung 6: Schema der Faktoren, deren Auswirkungen auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven von <i>Nemurella pictetii</i> durch Experimente untersucht wurden.	13
Abbildung 7: Schema der Durchfluss-Versuchsanlage in der Aufsicht mit einer möglichen Anordnung einzelner Versuchseinheiten.	16
Abbildung 8: Schemata der verwendeten Versuchseinheiten.	19
Abbildung 9: Entwicklung der Flügelanlagen in den letzten fünf Larvenstadien bei <i>Nemurella pictetii</i>	23
Abbildung 10: Trockengewicht und aschefreies Trockengewicht der Erlenblattchips.	28
Abbildung 11: Pigmentkonzentrationen und Trockengewichte des Biofilms.	31
Abbildung 12: Während des Versuchs ‘Aufgenommene Nahrungsmenge und Photoperiodik’ abgegebene Kotmengen.	38
Abbildung 13: Am Ende des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Photoperiodik’ erreichte Kopfkapselbreiten und Trockengewichte.	40
Abbildung 14: Häutungsverhältnisse und prozentuale Zusammensetzung der Larvenstadien am Versuchsende beim Versuch ‘Mittleres Wachstum und Photoperiodik’	42
Abbildung 15: Dauer von drei Larvenstadien und die Kopfkapselbreite der Larven des vorletzten und des letzten Larvenstadiums, jeweils getrennt nach der Tageslänge beim Versuch ‘Individuelles Wachstum und Photoperiodik’.	45
Abbildung 16: Dauer des vorletzten Larvenstadiums bei 6 °C und 12 °C, jeweils getrennt nach Tageslänge und Geschlecht beim Versuch ‘Individuelles Wachstum, Photoperiodik und Temperatur’.	49
Abbildung 17: Wechselwirkung von Temperatur und Tageslänge beim Versuch ‘Individuelles Wachstum, Photoperiodik und Temperatur’.	50

Abbildung 18: Trockengewichte der Letztlarven bei 6 °C und 12 °C, jeweils getrennt nach Tageslänge und Geschlecht beim Versuch ‘Individuelles Wachstum, Photoperiodik und Temperatur’	51
Abbildung 19: Kopfkapselbreiten und Trockengewichte der Larven des Futterwahlversuchs ‘Breite Auswahl an unterschiedlichen Futterarten’	53
Abbildung 20: Zeitlicher Verlauf der Fraßaktivitäten von <i>Nemurella pictetii</i> beim Futterwahlversuch ‘Erlenblätter – fünf Konditionierungsstadien’	57
Abbildung 21: Zeitlicher Verlauf der Fraßaktivitäten von <i>Nemurella pictetii</i> beim Futterwahlversuch ‘Erlenblätter – drei Konditionierungsstadien I’	59
Abbildung 22: Zeitlicher Verlauf der Fraßaktivitäten von <i>Nemurella pictetii</i> beim Futterwahlversuch ‘Erlenblätter – drei Konditionierungsstadien II’	61
Abbildung 23: Zeitlicher Verlauf der Fraßaktivitäten von <i>Nemurella pictetii</i> beim Futterwahlversuch ‘Breite Auswahl an unterschiedlichen Futterarten’	63
Abbildung 24: Zeitlicher Verlauf der Fraßaktivitäten von <i>Nemurella pictetii</i> beim Futterwahlversuch ‘Biofilm – Erlenblatt-Vergleich’	65
Abbildung 25: Zeitlicher Verlauf der Fraßaktivitäten von <i>Nemurella pictetii</i> beim Futterwahlversuch ‘Biofilme – fünf Altersstadien’	67
Abbildung 26: Am Ende des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Futterqualität’ erreichte Kopfkapselbreiten und Trockengewichte.	70
Abbildung 27: Prozentuale Zusammensetzung der Larvenstadien am Ende des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Futterqualität’	70
Abbildung 28: Zunahme der Kopfkapselbreiten während des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Larvendichte’ und prozentuale Zusammensetzung der Larvenstadien am Versuchsende.	73
Abbildung 29: Maximale Kopfkapselbreite-Differenz am Ende des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Larvendichte’	75
Abbildung 30: Während des Versuchs ‘Aufgenommene Nahrungsmenge und Larvendichte’ abgegebene Kotmengen und das Trockengewicht der angebotenen Nahrung pro Replikat am Versuchsbeginn und am Versuchsende.	77
Abbildung 31: Pigmentkonzentrationen und Trockengewichte von auf Tonkacheln aufgewachsenem Biofilm vor und nach einwöchiger Expositionszeit in der Durchfluss-Versuchsanlage.....	81
Abbildung 32: Theoretische Beziehungen zwischen Entwicklungsdauer, Imaginalgröße und Entwicklungsgeschwindigkeit.....	82
Abbildung 33: Schema der untersuchten Umweltfaktoren und deren Einfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit von <i>Nemurella pictetii</i>	103
Abbildung 34: Bedeutung der Symbole in den Boxplot-Abbildungen.....	128

X Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Übersicht über in der Literatur gemachte Angaben zu Vorkommen, Emergenz und Voltinismus von <i>Nemurella pictetii</i>	4
Tabelle 2: Anzahl der Larven nach 0.1 mm Kopfkapselbreite-Größenklassen getrennt. Die Angaben beziehen sich auf einen Quadratmeter Bodengrund.....	8
Tabelle 3: Larvendichten von <i>Nemurella pictetii</i> pro Quadratmeter an verschiedenen Fundorten.....	9
Tabelle 4: Übersicht der in der Durchfluss-Versuchsanlage verwendeten Geräte.....	15
Tabelle 5: Übersicht der verwendeten Versuchseinheiten mit näheren Angaben zu Größe, Wasservolumen und Maschenweite der Gazeöffnung.	18
Tabelle 6: Vergleich der Messfehler der beiden Methoden zur Messung der Kopfkapselbreite.	26
Tabelle 7: Übersicht über die bei den Futter-Analysen verwendeten Geräte.....	30
Tabelle 8: Versuchsaufbau und Versuchsbedingungen des Versuchs ‘Aufgenommene Nahrungsmenge und Photoperiodik’.....	37
Tabelle 9: Statistische Kenngrößen der Kotmenge pro Larve des Versuchs ‘Aufgenommene Nahrungsmenge und Photoperiodik’.....	38
Tabelle 10: T-Test für unabhängige Stichproben für den Versuch ‘Aufgenommene Nahrungsmenge und Photoperiodik’ (Kotmenge).....	38
Tabelle 11: Versuchsaufbau und Versuchsbedingungen des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Photoperiodik’.....	39
Tabelle 12: Statistische Kenngrößen des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Photoperiodik’... ..	40
Tabelle 13: Varianzanalysen des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Photoperiodik’ (Kopfkapselbreite, Trockengewicht, Häutungsverhältnis).	41
Tabelle 14: H-Test des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Photoperiodik’ (Larvenstadium am Versuchsende).	42
Tabelle 15: Multiple Vergleichstests des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Photoperiodik’ (Kopfkapselbreite, Trockengewicht, Häutungsverhältnis, Larvenstadium am Versuchsende).	42
Tabelle 16: Versuchsaufbau und Versuchsbedingungen des Versuchs ‘Individuelles Wachstum und Photoperiodik’.....	44
Tabelle 17: Statistische Kenngrößen des Versuchs ‘Individuelles Wachstum und Photoperiodik’.....	44
Tabelle 18: U-Tests und H-Tests des Versuchs ‘Individuelles Wachstum und Photoperiodik’ (Dauer der Larvenstadien La_{n-3} bis La_{n-1}).	45

Tabelle 19: Varianzanalyse des Versuchs ‘Individuelles Wachstum und Photoperiodik’ (Kopfkapselbreite der Larven des vorletzten und letzten Larvenstadiums).	46
Tabelle 20: Versuchsaufbau und Versuchsbedingungen des Versuchs ‘Individuelles Wachstum, Photoperiodik und Temperatur’.	47
Tabelle 21: Statistische Kenngrößen des Versuchs ‘Individuelles Wachstum, Photoperiodik und Temperatur’.	48
Tabelle 22: Varianzanalyse des Versuchs ‘Individuelles Wachstum, Photoperiodik und Temperatur’ (Dauer des vorletzten Larvenstadiums)..	48
Tabelle 23: Varianzanalyse des Versuchs ‘Individuelles Wachstum, Photoperiodik und Temperatur’ (Kopfkapselbreite-Zuwachs).....	49
Tabelle 24: Varianzanalyse des Versuchs ‘Individuelles Wachstum, Photoperiodik und Temperatur’ (Trockengewicht des letzten Larvenstadiums).	51
Tabelle 25: Versuchsaufbau und Versuchsbedingungen der Futterwahlversuche.....	54
Tabelle 26: Zeitpunkte der einzelnen Zählungen während der Futterwahlversuche.	54
Tabelle 27: Eingesetzte Futterarten während der einzelnen Futterwahlversuche.....	55
Tabelle 28: Statistische Kenngrößen des Futterwahlversuchs ‘Erlenblätter – fünf Konditionierungsstadien’.	56
Tabelle 29: Rangvarianzanalyse mit Datenalignement des Futterwahlversuchs ‘Erlenblätter – fünf Konditionierungsstadien’	57
Tabelle 30: Einzelvergleiche des Futterwahlversuchs ‘Erlenblätter – fünf Konditionierungsstadien’ (Futterqualität, Zeit).....	58
Tabelle 31: Statistische Kenngrößen des Futterwahlversuchs ‘Erlenblätter – drei Konditionierungsstadien I’	58
Tabelle 32: Rangvarianzanalyse mit Datenalignement des Futterwahlversuchs ‘Erlenblätter – drei Konditionierungsstadien I’	59
Tabelle 33: Einzelvergleiche des Futterwahlversuchs ‘Erlenblätter – drei Konditionierungsstadien I’ (Futterqualität, Zeit).....	59
Tabelle 34: Statistische Kenngrößen des Futterwahlversuchs ‘Erlenblätter – drei Konditionierungsstadien II’	60
Tabelle 35: Rangvarianzanalyse mit Datenalignement des Futterwahlversuchs ‘Erlenblätter – drei Konditionierungsstadien II’	60
Tabelle 36: Einzelvergleiche des Futterwahlversuchs ‘Erlenblätter – drei Konditionierungsstadien II’ (Futterqualität, Zeit).	61
Tabelle 37: Statistische Kenngrößen des Futterwahlversuchs ‘Breite Auswahl an unterschiedlichen Futterarten’.	62

Tabelle 38: Rangvarianzanalyse mit Datenalignment des Futterwahlversuchs ‘Breite Auswahl an unterschiedlichen Futterarten’	63
Tabelle 39: Einzelvergleiche des Futterwahlversuchs ‘Breite Auswahl an unterschiedlichen Futterarten’ (Futterqualität, Zeit).....	64
Tabelle 40: Statistische Kenngrößen des Futterwahlversuchs ‘Biofilm – Erlenblatt-Vergleich’. 64	
Tabelle 41: Rangvarianzanalyse mit Datenalignment des Futterwahlversuchs ‘Biofilm – Erlenblatt-Vergleich’	64
Tabelle 42: Einzelvergleiche des Futterwahlversuchs ‘Biofilm – Erlenblatt-Vergleich’ (Futterqualität, Zeit).	65
Tabelle 43: Statistische Kenngrößen des Futterwahlversuchs ‘Biofilme – fünf Altersstadien’ ...	66
Tabelle 44: Rangvarianzanalyse mit Datenalignment des Futterwahlversuchs ‘Biofilme – fünf Altersstadien’	66
Tabelle 45: Versuchsaufbau und Versuchsbedingungen des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Futterqualität’.	68
Tabelle 46: Statistische Kenngrößen des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Futterqualität’	69
Tabelle 47: T-Tests für unabhängige Stichproben für den Versuch ‘Mittleres Wachstum und Futterqualität’ (Kopfkapselbreite, Trockengewicht).....	69
Tabelle 48: U-Tests für den Versuch ‘Mittleres Wachstum und Futterqualität’ (Larvenstadium am Versuchsende, Überlebensrate).....	71
Tabelle 49: Versuchsaufbau und Versuchsbedingungen des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Larvendichte’	72
Tabelle 50: Statistische Kenngrößen der Kopfkapselbreiten während des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Larvendichte’	72
Tabelle 51: Statistische Kenngrößen des Versuchs ‘Mittleres Wachstum und Larvendichte’ (maximale Kopfkapselbreite-Differenz, Überlebensrate am Versuchsende).....	73
Tabelle 52: Varianzanalyse mit Messwiederholungen für den Versuch ‘Mittleres Wachstum und Larvendichte’ (Kopfkapselbreite im zeitlichen Verlauf).....	74
Tabelle 53: U-Tests für den Versuch ‘Mittleres Wachstum und Larvendichte’ (Larvenstadium am Versuchsende, maximale Kopfkapselbreite-Differenz, Überlebensrate).....	74
Tabelle 54: Versuchsaufbau und Versuchsbedingungen des Versuchs ‘Aufgenommene Nahrungsmenge und Larvendichte’	76
Tabelle 55: Statistische Kenngrößen der Kotmenge pro Larve des Versuchs ‘Aufgenommene Nahrungsmenge und Larvendichte’	77
Tabelle 56: Varianzanalyse des Versuchs ‘Aufgenommene Nahrungsmenge und Larvendichte’	78